Postverlagsort Berlin

PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

J. BONNER-PASADENA, **A. ERNST**-ZÜRICH, **H. v. GUTTENBERG**-ROSTOCK
R. HARDER-GÖTTINGEN, **O. RENNER**-MÜNCHEN, **W. SCHUMACHER**-BONN

HERAUSGEGEBEN VON

W. RUHLAND UNTERDEUFSTETTEN
L. BRAUNER MÜNCHEN
E. BÜNNING TÜBINGEN

51. BAND, 3. HEFT

MIT 86 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 11. APRIL 1958)

SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
1958

Planta (Berl.)

Preis DM 29.80

Planta, Archiv für wissenschaftliche Botanik

Begründet 1925. Band 1—34 (1945) herausgegeben von *W. Ruhland* und *H. Winkler*. (Band 1—21, 1934, als „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie", Abteilung E). Band 35—47. Herausgegeben von *W. Ruhland* und *O. Renner*.

Die Zeitschrift „Planta", Archiv für wissenschaftliche Botanik, steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden sobald wie möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 40.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Es ist ferner ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages nicht gestattet, photographische Vervielfältigungen, Mikrofilme, Mikrophotographien u. ä. von den Zeitschriftenheften, von einzelnen Beiträgen oder von Teilen daraus herzustellen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Leo Brauner, München 19, Menzingerstr. 67, Botanisches Institut der Universität, oder an

Professor Dr. Erwin Bünning, Tübingen, Botanisches Institut der Universität, Wilhelm-Straße 5.

Springer-Verlag

Berlin W 35, Reichpietschufer 20, Fernsprecher 249251

und

Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 28—30, Fernsprecher 27901

---

51. Band **Inhaltsverzeichnis** 3. Heft

Seite

Schwemmle, J., Über Kreuzungen mit verschiedenen Formen der Oenothera odorata bei Früh- und Spätbestäubung. II. Mit 38 Textabbildungen . . 249

Poelt, J., Über parasitische Flechten. II. Mit 11 Textabbildungen 288

Thielke, Ch., Studien zur Entwicklungsphysiologie von Aspergillus. I. Sterigmenproliferation bei Aspergillus repens. Mit 8 Textabbildungen . . . 308

Chrometzka, P., Untersuchungen über den Wuchsstoff-Oxydase-Haushalt der Oenotheren-Mutanten helix und nanella 321

Czaja, A. Th., Untersuchungen über die submikroskopische Struktur der Zellwände von Parenchymzellen in Stengelorganen und Wurzeln. Mit 29 Textabbildungen 329

Cleland, R. E., The evolution of the North American oenotheras of the "biennis" group 378

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutzgesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Planta, Bd. 51, S. 249—287 (1958)

Aus dem Botanischen Institut der Universität Erlangen

ÜBER KREUZUNGEN MIT VERSCHIEDENEN FORMEN DER OENOTHERA ODORATA BEI FRÜH- UND SPÄTBESTÄUBUNG. II*

Von

J. SCHWEMMLE

Mit 38 Textabbildungen

(Eingegangen am 27. Dezember 1957)

Im Jahre 1953 waren mit drei verschiedenen Formen der *Oenothera odorata* als ♀♀♀ Kreuzungen hergestellt worden, nämlich mit

Oe. odorata (v · I) *odorata*-Plasma *odorata*-Plastiden

Oe. odorata (v · I) *Berteriana*-Plasma *odorata*-Plastiden

Oe. odorata (v · I) *Berteriana*-Plasma *Berteriana*-Plastiden.

Die *Oe. Berteriana* ist eine isogame Komplexheterozygote mit den Komplexen B und *l*. Wie die oben genannten v · I erhalten wurden, ist in der vorangegangenen Arbeit dargelegt (SCHWEMMLE 1958).

Über die Kreuzungen mit der trisomen Mutante Typ A (nur mit v-Pollenkörnern) und der Homozygote I · I (mit dem I-Komplex der *Oe. odorata*) ist bereits berichtet worden. Für diese ist charakteristisch, daß die Kreuzungen mit später Bestäubung besser ansetzen als diejenigen mit früher. Das ist zumeist nicht der Fall bei den nachfolgend zu besprechenden Kreuzungen.

Insgesamt wurden 500 Kreuzungen gemacht. 480 Kapseln wurden ausgezählt, d. h. jeweils der Prozentsatz an großen Samen (gr. Sa.), geschrumpften Samen (geschr. Sa.), dem groben Pulver (gr. Pu.) und dem feinen Pulver (aus sterilen und unbefruchtet gebliebenen Samenanlagen entstanden) bezogen auf den ganzen Kapselinhalt ermittelt. Für 215 Aufzuchten im Frühjahr 1954 wurden 25268 schon in den Töpfen identifizierbare Keimlinge pikiert. Frl. A. LAUX, Frl. Dr. KISTNER u. Frl. Dr. SCHNEIDER sei für ihre Mitarbeit auch hier herzlich gedankt. Besonderer Dank gebührt der Deutschen Forschungsgesellschaft für die Unterstützung auch dieser Versuche.

1. Die Kreuzungen mit *Oe. argentinea* ♂

Die *Oe. argentinea* ist eine Homozygote (ha · ha). In den Kreuzungen mit *Oe. odorata* (v · I) treten demnach v · ha und I · ha auf. Ganz allgemein stammte der Pollen aus reifen, z. T. geöffneten Antheren von noch geschlossenen Knospen.

a) *Oe. odorata* (v · I) *odorata*-Plasma *odorata*-Plastiden ♀. Die Kreuzungen waren vorzugsweise am 24. 7., je zwei am 14. 8. gemacht

* Herrn Professor Dr. Dr. h. c. O. RENNER zum 75. Geburtstag gewidmet.

Tabelle 1. *Übersicht über die Kreuzungszeiten (Dat.), die Stunden zwischen Kastration und Bestäubung (h nach K.) und die Anzahl der Kreuzungen (Kapseln = Ka)*

♀♀♀ / ♂♂♂♂	v · I *od.* Pl. *od.* Plstd.						v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd.						v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.					
	früh			spät			früh			spät			früh			spät		
	Datum	h nach K.	Ka	Datum	h nach K.	Ka	Datum	h nach K.	Ka	Datum	h nach K.	Ka	Datum	h nach K.	Ka	Datum	h nach K.	Ka
ha · ha	24. 7. 16^h 14. 8. 18^h	7 8	20 2	24. 7. 11^h 14. 8. 18^h	49 78	20 2	1. 8. 10^h 5. 8. 15^h	18 6	10 10	1. 8. 19^h 5. 8. 14^h	51 53	10 9	31. 7. 17^h 4. 8. 10$_h$	8 17	9 10	31. 7. 15^h 4. 8. 11^h	47 73	9 10
hsc · hsc	24. 7. 16^h 14. 8. 18^h	7 8	19 2	24. 7. 11^h 14. 8. 18^h	49 54	20 2	27. 7. 17^h 5. 8. 15^h 14. 8. 16^h	7 6 8	8 10 2	30. 7. 12^h 5. 8. 14^h 14. 8. 16^h	49 53 54	10 9 2	28. 7. 10^h 4. 8. 10^h	16 17	13 7	27. 7. 16^h 4. 8. 11^h	54 73	10 10
ck · cl	27. 7. 17^h 14. 8. 18^h	8 8	19 2	27. 7. 14^h 14. 8. 18^h	53 78	18 2	1. 8. 10^h 5. 8. 15^h	18 6	10 10	1. 8. 19^h 5. 8. 14^h	51 53	11 9	31. 7. 17^h 7. 8. 16^h	8 7	10 10	31. 7. 15^h 7. 8. 15^h	47 72	10 10
B · II	24. 7. 16^h 14. 8. 18^h	7 8	18 2	24. 7. 11^h 14. 8. 18^h	49 54	20 2	27. 7. 17^h 5. 8. 15^h	7 6	10 10	30. 7. 12^h 5. 8. 14^h	49 53	10 10	28. 7. 10^h 4. 8. 10^h	16 17	10 10	27. 7. 16^h 4. 8. 11^h	54 73	8 10

worden, diejenigen mit Früh- und Spätbestäubung jeweils an den gleichen Tagen (siehe Tabelle 1). Das war notwendig, da es sich gezeigt hatte, daß Kreuzungen von verschiedenen Tagen verschieden ausfallen können (RICHTER 1955). Bei der einen Gruppe war 7 und 8 Stunden, bei der anderen 49 und 78 Std nach der Kastration bestäubt worden.

Bei den Kreuzungen v · I × ha · ha früh wurden bei 20 Kapseln (Ka) 26,1—10,4% gr. Sa. gezählt (s. Abb. 1). Geschr. Sa. und gr. Pu. sind spärlich; gelegentlich fehlen sie. Das ist auch bei allen anderen Kreuzungen der Fall. Es werden deshalb nur die Durchschnittswerte angegeben. Folgende Prozentsätze wurden gefunden:

Ka 1—10: 26,1—17,8, i. D. 20,4% gr. Sa.; 0,1% geschr. Sa.; 0,9% gr. Pu.

Ka 11—20: 17,0—10,4, i. D. 13,9% gr. Sa.; 0,6% geschr. Sa.; 0,8% gr. Pu.

Die Kreuzungen v · I × ha · ha spät setzten mit 19,6 bis 2,0% gr. Sa. (Ka 1—16) schlechter an (s. Abb. 1). Bei den anderen Ka waren es so wenig Samen, daß die Kapseln nicht ausgezählt wurden. Die 3. und 11. Ka stammen übrigens von den Kreuzungen am 14. 8. Gezählt wurden:

Ka 1—10: 19,6—6,5, i.D. 12,0% gr.Sa.; 0,2% geschr.Sa.; 0,4% gr.Pu.
Ka 11—16: 6,4—2,0, i.D. 5,0% gr.Sa.; 0,3% geschr.Sa.; 0,3% gr.Pu.

Die Samen der in der Abb. 1 markierten Kapseln wurden ausgelegt. In der Abb. 2 sind die Kurven für die großen Samen nach steigenden Werten bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung, nach fallenden Werten bei denjenigen mit Spätbestäubung gezeichnet. Die Keimung war gut (93,7 bis 100%). Auch sind nur wenige Keimlinge ausgefallen (1,2—0,0%). In der Abb. 2 (mittlere Kurven) ist angegeben, wieviel Prozent (bezogen auf den Kapselinhalt) jeweils v · ha und I · ha gezählt wurden. In den Kreuzungen mit Frühbestäubung überwiegen in den einzelnen Aufzuchten bald die v · ha bald die I · ha. Wenn in den Kreuzungen mit schlechtem Samenansatz entsprechend wenig v · ha und I · ha auftreten, so ist das damit zu erklären, daß die v- und I-Samenanlagen die ha-Schläuche noch nicht gut chemotropisch anziehen können. Sie sind gewissermaßen nicht reif genug. Bei den Samenanlagen der Fruchtknoten, die zu den Ka 1—3 wurden, war das chemotropische Anziehungsvermögen der v- und I-Samenanlagen besser. Deshalb waren es 12,0—10,4, i. D. 11,3% v · ha und 13,5—9,7, i. D. 11,2% I · ha. Wir hätten also folgende Affinitäten: v—ha = 11,3 und I—ha = 11,2. Sie sind nicht verschieden.

Abb. 1. % große Samen bei den Kreuzungen.
——— v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × ha · ha, früh;
– – – v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × ha · ha, spät

Abb. 2. v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × ha · ha.
——— % große Samen; ——— % v · ha;
– – – % I · ha

Die Schwankungen bei den Anteilen der v · ha und I · ha in den einzelnen Aufzuchten zeigen möglicherweise, daß das Zunehmen des chemotropischen Anziehungsvermögens, also das Reifen, bei den v- und I-Samenanlagen unabhängig voneinander erfolgt. Dann ist es auch berechtigt, die Kurven für die % v · ha und % I · ha nach steigenden Werten angeordnet zu zeichnen (untere Kurven der Abb. 2). Die I · ha sind gelegentlich häufiger als die v · ha. Aber die Unterschiede sind nicht groß.

Ob bei diesen Versuchen die v- und I-Samenanlagen überhaupt das Optimum des chemotropischen Anziehungsvermögens erreicht haben, ist fraglich. Um das zu ermitteln, hätten noch Vergleichskreuzungen gemacht werden müssen, bei denen 24—30 Std nach der Kastration bestäubt wurde. Möglicherweise wären dann höhere Werte gefunden

worden, denn in früheren Kreuzungen waren die Affinitäten v—ha = 14,3 und I—ha = 13,2 gewesen (SCHWEMMLE 1951, S. 250). Aber man kann nicht Kreuzungen aus verschiedenen Jahren miteinander vergleichen, da der Samenansatz und damit auch die Häufigkeit der Bastarde von den äußeren Bedingungen sehr abhängig ist. Wenn dann noch die Affinitäten sich ändern können, falls zu verschiedenen Zeiten bestäubt wird, ist es nicht verwunderlich, daß sie nicht eindeutig zu bestimmen sind.

Um das unterschiedliche Reifen der v- und I-Samenanlagen zu veranschaulichen, wurden die Kurven der Abb. 3 gezeichnet. Jeweils der Höchstwert der v · ha bzw. I · ha wurde = 100% gesetzt. Jetzt sieht man deutlicher, daß die I-Samenanlagen anfänglich schneller reifen, hernach aber langsamer als die v-Samenanlagen.

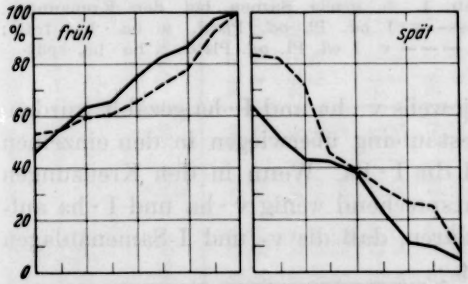


Abb. 3. Das Reifen und Altern der ——— v-Samenanlagen; – – – I-Samenanlagen der v · I *od.* Pl. *od.* Plstd.

Von den Kreuzungen v · I × ha · ha spät wurden die Samen der Kapseln mit den gleichen Nummern wie zuvor ausgelegt. Auch hier war die Keimung gut (94,6—100,0%). Bei geringen Ausfällen wurden 7,7 bis 0,6% v · ha und 11,3—1,0% I · ha gezählt. Jetzt sind letztere durchweg häufiger. Das kann damit erklärt werden, daß die I-Samenanlagen langsamer als die im Reifen vorauseilenden v-Samenanlagen ihr chemotropisches Anziehungsvermögen verlieren, anders ausgedrückt, daß sie langsamer altern. Das zeigen auch die Kurven der Abb. 3, für die die Einzelwerte wie oben angegeben berechnet wurden. Die Affinitäten sind v—ha = 6,3 und I—ha = 10,7. Jetzt sind sie recht verschieden. Es ist also nicht gleichgültig, zu welchem Zeitpunkt nach der Kastration bestäubt wird.

Die weiteren Kreuzungen werden möglichst kurz in gleicher Weise behandelt, um Wiederholungen weitgehend zu vermeiden. Die Affinitätswerte wurden hier jeweils als Durchschnittswerte der Aufzuchten aus den Samen der Ka 1—3 berechnet.

b) *Oe. odorata* (v · I) *Berteriana*-Plasma *odorata*-Plastiden ♀. Die Vergleichskreuzungen wurden am 1. 8. und 5. 8. gemacht (s. Tabelle 1). Bei denen mit Frühbestäubung wurde 18 Std (hier lag eine Nacht dazwischen) bzw. 6 Std nach der Kastration bestäubt. Die Kapseln von den beiden Tagen, nach fallenden Werten ihrer Prozentsätze an großen Samen angeordnet, sind gleichmäßig verteilt. Nichts weist auf einen unterschiedlichen Samenansatz an den beiden Kreuzungstagen hin. So ist

es auch bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung, bei denen 51 und 53 Std nach der Kastration bestäubt wurde. Folgende Werte wurden gefunden:

früh:

Ka 1—10: 35,2—18,2, i.D. 24,8% gr. Sa.; 0,9% geschr. Sa.; 0,6% gr. Pu.
Ka 11—19: 17,2— 6,0, i.D. 12,1% gr. Sa.; 1,1% geschr. Sa.; 0,9% gr. Pu.

spät:

Ka 1—10: 35,4—19,7, i.D. 25,7% gr. Sa.; 0,5% geschr. Sa.; 1,5% gr. Pu.
Ka 11—19: 19,5— 9,1, i.D. 14,6% gr. Sa.; 0,2% geschr. Sa.; 0,8% gr. Pu.

Auffallenderweise setzen jetzt die beiden Kreuzungen etwa gleich gut an (siehe Abb. 4). Wenn der Samenansatz schlechter ist, sind kleine Unterschiede vorhanden.

Abb. 4. % große Samen bei den Kreuzungen.
——— v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. × ha · ha, früh;
– – – v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. × ha · ha, spät

Die Samen der markierten Kapseln keimten wieder gut; auch die Ausfälle waren gering. Ein Vergleich ist daher möglich.

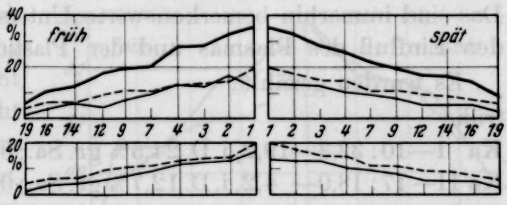


Abb. 5. v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. × ha · ha. ——— % große Samen; ——— % v · ha; – – – % I · ha

Bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung wurden 16,8—1,3% v · ha und 19,9 bis 4,5% I · ha gezählt. Die prozentualen Anteile in den 10 Aufzuchten zeigt Abb. 5. Im allgemeinen überwiegen die I · ha. Durchweg ist das der Fall, wenn wir die Anteile nach steigenden Werten anordnen (untere Kurven der Abb. 5). Die Durchschnittswerte für die ersten drei Aufzuchten sind v · ha 13,9%, I · ha 16,1%; das sind die Affinitäten v—ha und I—ha.

Bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung waren es 13,8—2,9% v · ha und 20,0—5,4% I · ha. Letztere sind in jedem Fall häufiger. Die wie oben errechneten Affinitäten sind: v—ha = 13,3, I—ha = 17,5. Beide Werte sind größer als bei den Kreuzungen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. ♀. Doch soll der Vergleich erst nach Besprechung auch der 3. Kreuzungsgruppe durchgeführt werden.

Die Kurven für das Reifen und Altern der Samenanlagen zeigt die Abb. 6. Die Affinitätsunterschiede sind dabei ausgeschaltet. Wie bei den vorbesprochenen Kreuzungen reifen die I-Samenanlagen zunächst früher als die v-Samenanlagen, die dann aber die ersteren überholen. Dafür altern die v-Samenanlagen offensichtlich auch schneller. Aber die Unterschiede sind doch nicht so groß wie bei den Kreuzungen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd.

c) ***Oe. odorata*** **(v · I)** ***Berteriana*****-Plasma** ***Berteriana*****-Plastiden ♀.** Gekreuzt wurde am 31. 7. und 4. 8., 8 bzw. 17 und 47 bzw. 73 Stunden nach der Kastration. Die Kreuzungen vom 4. 8. setzten auffallenderweise nicht schlechter an, obwohl erst 73 Stunden nach der Kastration bestäubt wurde. Wie Abb. 7 zeigt, war der Samenansatz bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung jetzt etwas besser. Bei den Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. ♀ war fast kein Unterschied vorhanden, und bei den Kreuzungen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. hatten diejenigen mit Spätbestäubung schlechter angesetzt. Das sind immerhin bemerkenswerte Unterschiede, die einen Schluß auf den Einfluß des Plasmas und der Plastiden zulassen.

Abb. 6. Das Reifen und Altern der —— v-Samenanlagen; – – – I-Samenanlagen der v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd.

Es wurden gezählt:

früh:

Ka 1—10: 32,3—19,2, i. D. 24,5% gr. Sa.; 0,5% geschr. Sa.; 1,3% gr. Pu.
Ka 11—17: 18,0— 4,2, i. D. 12,7% gr. Sa.; 0,3% geschr. Sa.; 0,8% gr. Pu.

spät:

Ka 1—10: 34,7—23,7, i. D. 29,5% gr. Sa.; 0,2% geschr. Sa.; 0,3% gr. Pu.
Ka 11—17: 23,6— 8,7, i. D. 17,4% gr. Sa.; 0,2% geschr. Sa.; 0,2% gr. Pu.

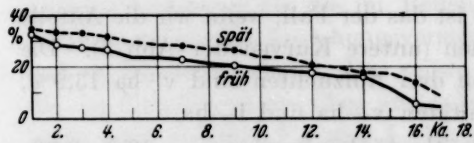


Abb. 7. % große Samen bei den Kreuzungen. —— v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. × ha · ha, früh; – – – v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. × ha · ha, spät

Der Unterschied beträgt bei den Durchschnittswerten 5,0 bzw. 4,7%. Das scheint nicht viel zu sein. Berechnen wir aber die Zunahme in Prozenten bezogen auf 24,5 bzw. 12,7 = 100%, so kommen wir auf 20,4% bzw. 37,0%.

Die Samen für die je 9 Aufzuchten aus den Kapseln mit den gleichen Nummern wie zuvor (s. Abb. 8) keimten so gut wie sonst. Auch die Ausfälle waren gering.

Bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung überwiegen die I · ha zumeist, bei denjenigen mit Spätbestäubung durchweg. Die Unterschiede zwischen I · ha und v · ha sind auch größer. Der bessere Samenansatz erklärt sich sowohl aus einer Zunahme der v · ha, wie vor allem aber der I · ha. Gezählt wurden:

früh:	13,4—0,5% v · ha	16,9—4,0% I · ha
spät:	15,1—4,9% v · ha	21,7—9,1% I · ha

Die Affinitäten sind bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung v—ha = 12,0 und l—ha = 14,9, bei denjenigen mit Spätbestäubung v—ha = 13,4 und I—ha = 18,6.

Die I-Samenanlagen ziehen also die ha-Schläuche besser an als die v-Samenanlagen. Das könnte damit erklärt werden, daß die I-Samenanlagen schneller reifen und langsamer altern. Aber die Reifungs- und Alterungskurven der Abb. 9, bei denen die Affinitätsunterschiede ausgeschaltet sind, zeigen, daß das keineswegs der Fall ist. Die I-Samenanlagen reifen langsamer als die v-Samenanlagen. Das war auch bei den anderen v · I so gewesen. Jetzt aber altern die v- und I-Samenanlagen in gleicher Weise. Natürlich müssen wir in der Beurteilung gerade dieser Kurven recht vorsichtig sein. Immerhin sieht es so aus, als ob bei den Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. ♀ die I-Samenanlagen in jedem Fall die ha-Schläuche besser anziehen würden als die v-Samenanlagen.

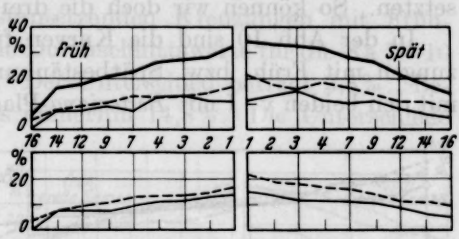


Abb. 8. v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. × ha · ha. —— % große Samen; —— % v · ha; – – – % I · ha

Abb. 9. Das Reifen und Altern der —— v-Samenanlagen; – – – I-Samenanlagen der v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.

Schon bei der Besprechung der verschiedenen Kreuzungen wurde auf einen möglichen Einfluß des Plasmas und der Plastiden hingewiesen. Um diesen besser erfassen zu können, ist ein Vergleich der 3 Kreuzungsgruppen notwendig.

d) Vergleich der Kreuzungen mit den verschiedenen *Oe. odorata* ♀♀♀. Wie aus der Tabelle 1 zu entnehmen ist, wurden die Kreuzungen mit den drei verschiedenen v · I nicht am gleichen Tag gemacht. Es könnte sein, daß infolge der sicher nicht gleichen Außenbedingungen die Kreuzungen verschieden ausfallen. Dann wäre es natürlich falsch, die festgestellten Unterschiede mit solchen des Plasmas oder der Plastiden zu erklären. Aber es darf doch noch einmal darauf hingewiesen werden, daß die jeweils an den gleichen Tagen gemachten Vergleichskreuzungen sich charakteristisch unterscheiden (s. Abb. 1, 4 u. 7). So setzten die v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × ha · ha-Kreuzungen mit Spätbestäubung schlechter an als diejenigen mit Frühbestäubung, gleichgültig ob am 24. 7. oder 14. 8. gekreuzt wurde. Aber es war bei den am 1. 8. und

5. 8. hergestellten Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. ♀ gerade umgekehrt. Wenn das *Berteriana*-Plasma und die *Berteriana*-Plastiden ohne Einfluß auf die Affinitäten wären, hätten die Kreuzungen mit Spätbestäubung ebenfalls schlechter ansetzen müssen. Es ist doch wohl nicht wahrscheinlich, daß am 1. 8. bzw. 5. 8. die Außenbedingungen so waren, daß die Kreuzungen mit Spätbestäubung besser ansetzten. So können wir doch die drei Kreuzungsgruppen vergleichen.

In der Abb. 10 sind die Kurven für die Samenansätze der Kreuzungen mit Früh- bzw. Spätbestäubung gezeichnet. Die Kreuzungen mit den beiden v · I mit *Berteriana*-Plasma setzten bei Frühbestäubung erst besser an als diejenigen mit der v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. ♀. Die Unterschiede werden dann kleiner, bis es von der 14. Ka an umgekehrt ist. Besonders gering ist dann der Samenansatz bei den Kreuzungen mit der v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. In der Tabelle 2 sind die Durchschnittswerte je für die Ka 1—10 angegeben. Die Samenansätze bei den Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. ♀ und v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. ♀ sind gleich, aber höher als bei den Kreuzungen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. ♀. Ein Einfluß des *Berteriana*-Plasmas ist unverkennbar, nicht aber einer der Plastiden. Allerdings könnte durch diese der nicht große, aber gleichmäßig erkennbare Unterschied bei den Ka 1—5 bedingt sein.

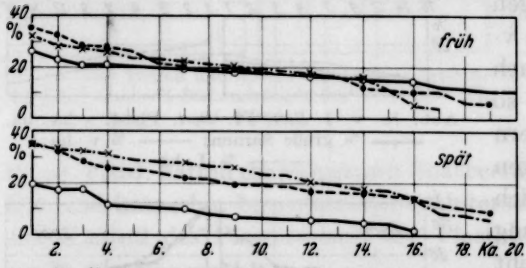


Abb. 10. % große Samen bei den Kreuzungen. —— v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × ha · ha; ——— v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. × ha · ha; —·—·— v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. × ha · ha

Tabelle 2 (Erklärung im Text)

♀	Kreuzungen mit Frühbestäubung			Kreuzungen mit Spätbestäubung		
	%-gr. Samen (Ka 1—10)	Affinitäten		%-gr. Samen (Ka 1—10)	Affinitäten	
		v—ha	I—ha		v—ha	I—ha
v · I *od.* Pl. *od.* Plstd.	20,4	11,3 (11,3)	11,2 (12,1)	12,0	6,3 (6,4)	10,7 (10,7)
v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd.	24,8	13,9 (14,3)	16,1 (16,1)	25,7	13,3 (13,3)	17,5 (17,5)
v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.	24,5	12,0 (12,6)	14,9 (14,9)	29,5	13,4 (13,5)	18,6 (19,4)

Bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung werden die Unterschiede größer. Am wenigsten große Samen sind es bei den Kreuzungen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. (s. Abb. 10 und Tabelle 2). Viel höher ist der

Samenansatz bei den Kreuzungen mit den beiden anderen v · I. Aber jetzt unterscheiden sich die Kreuzungen mit den v · I, die zwar beide *Berteriana*-Plasma haben, aber hinsichtlich der Plastiden verschieden sind. Meist haben die Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. ♀ besser angesetzt als diejenigen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. ♀. Bei der ersten Kapsel ist es aber umgekehrt. Sie vermittelt gewissermaßen mit der zweiten Kapsel zu den bestansetzenden Kreuzungen mit Frühbestäubung, wo es auch so ist. Die Durchschnittswerte für die Ka 1—10 sind in der Tabelle 2 angegeben. Der Unterschied beträgt 3,8%. Bezogen auf 25,7 = 100% sind das immerhin 14,8%. Die Unterschiede werden dann kleiner. Von der 16. Ka an dreht sich das Verhältnis dann wieder um.

Es ist nun die Frage, wie die Anteile der v · ha und I · ha jeweils sind. In der Abb. 11 sind die Prozentsätze an großen Samen derjenigen Kapseln eingetragen, die für die Aufzuchten verwendet wurden. In den Kurven der Abb. 10 sind diese markiert. Bei den unteren Kurven sind die prozentualen Anteile der v · ha und I · ha, nach steigenden Werten bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung, nach fallenden bei denjenigen mit Spätbestäubung angeordnet, eingetragen.

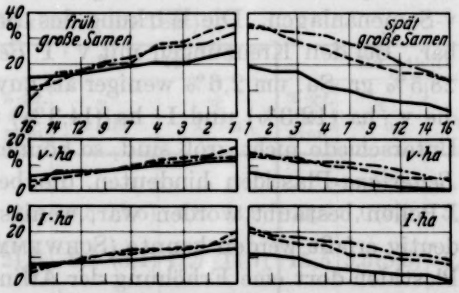


Abb. 11. % große Samen, % v · ha und % I · ha bei den Kreuzungen. ——— v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × ha · ha; — — — v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. × ha · ha; —·—·— v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. × ha · ha

Bei den Ka 1—4 der 3 Kreuzungsgruppen mit Frühbestäubung sind die Unterschiede im Samenansatz am größten und eindeutig. Mit 22,6%

Tabelle 3 (Erklärung im Text)

Kreuzungen mit Frühbestäubung ♀	Ka 1—4			Ka 7—14		
	%-gr. Samen	% v · h	% I · ha	%-gr. Samen	% v · ha	% I · ha
v · I *od.* Pl. *od.* Plstd.	22,6	10,5 (11,0)	11,5 (11,5)	17,5	8,3 (7,8)	7,9 (8,1)
v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd.	31,1	13,7 (13,7)	15,3 (15,4)	17,3	6,8 (6,8)	9,4 (9,5)
v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.	28,5	12,3 (12,3)	14,3 (14,5)	19,3	8,0 (8,0)	10,3 (10,2)

gr. Sa. haben die Kreuzungen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. ♀ am schlechtesten angesetzt (s. Tabelle 3). In den 4 Aufzuchten wurden durchschnittlich 10,5% v · ha und 11,5% I · ha gezählt. In Klammern beigefügt sind

die Durchschnittswerte jeweils der 4 höchsten Anteile an v · ha bzw. I · ha. Sie differieren nicht sehr. Hier haben die v- und I-Samenanlagen die ha-Schläuche etwa gleich gut angezogen (s. auch Abb. 2).

Die Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. ♀ setzten am besten an (31,1% gr. Sa.). Der Unterschied beträgt 8,5%. Diese Zunahme im Samenansatz ist durch eine entsprechende bei den v · ha um 3,2% auf 13,7% und bei den I · ha um 3,8% auf 15,3% bedingt. Wenn die Zunahme im Samenansatz um 1,5% größer ist als die Erhöhung bei den v · ha und I · ha zusammen (7,5%), so eben deshalb, weil nicht alle Samen gekeimt haben und Keimlinge ausgefallen sind. Jedenfalls ziehen jetzt die I-Samenanlagen die ha-Schläuche besser an als die v-Samenanlagen. Die Wirkung des *Berteriana*-Plasmas ist unverkennbar. Bei den Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. ♀ sind es mit 28,5% gr. Sa. um 2,6% weniger als zuvor. Dementsprechend sind auch die v · ha (12,3%) und I · ha (14,3%) weniger häufig. Auch wenn die Unterschiede nicht groß sind, so können sie doch auf eine Wirkung der *Berteriana*-Plastiden hindeuten, die bei Kreuzungen, bei welchen mit I-Pollen bestäubt worden war, wenigstens in einer Versuchsserie eindeutig erfaßt werden konnte (Schwemmle 1957). Wenn die *Berteriana*-Plastiden dort eine Erhöhung der Affinitäten v—I und I—I bewirkten, hier aber eine Erniedrigung der Affinitäten v—ha und I—ha, so ist das kein Widerspruch. Die genetisch verschieden konstituierten Pollenschläuche unterscheiden sich ja in ihrem Reaktionsvermögen erheblich.

Bei den Ka 7—14 der Kreuzungen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. ♀ wurden durchschnittlich 17,5% gr. Sa. gezählt, in den Aufzuchten 8,3% v · ha und 7,9% I · ha. In Klammern beigefügt sind wieder die Durchschnittswerte der 4 höchsten Prozentsätze. 17,3% gr. Sa. waren es in den Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. ♀, also ebensoviel wie zuvor. Gezählt wurden 6,8% v · ha. Diese sind jetzt um 1,5% weniger häufig als in den Vergleichskreuzungen; aber die I · ha mit 9,4% sind um 1,5% häufiger. Deshalb sind die Samenansätze gleich hoch. Mit 19,3% setzten die Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. am besten an. Hier waren es 8,0% v · ha und 10,3% I · ha. Beide sind häufiger als in den Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. ♀, was auf einen, wenn auch geringen Einfluß der *Berteriana*-Plastiden hindeutet. Es sieht so aus, als ob auch in diesem Bereich bei den Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. ♀ und v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. ♀ die I-Samenanlagen die ha-Schläuche besser angezogen hätten als bei denjenigen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. ♀. Die Kurven zeigen das ja auch. Aber groß sind die Unterschiede nicht.

Für die Aufzuchten der Kreuzungen mit Spätbestäubung wurden die Samen der in der Abb. 10 markierten Kapseln verwendet. Deren Prozentsätze an großen Samen sind in den oberen rechten Kurven

der Abb. 11, in den unteren Kurven die Anteile der v · ha und I · ha je nach fallenden Werten angeordnet eingetragen. In der Tabelle 4 sind für die Ka 1—3, 4—12 und 14—16 die Durchschnittswerte der % gr. Sa., sowie der in den zugehörigen Aufzuchten gezählten % v · ha und I · ha angegeben. In Klammern sind für die entsprechenden Bereiche der Kurven der Abb. 11 mit den nach fallenden Werten angeordneten Anteilen die Durchschnitte eingetragen. Sie differieren nur geringfügig. Nur bei den Kreuzungen mit v · I *Bert* Pl. *Bert.* Plstd. ♀ sind die Unterschiede etwas größer, weil, wie die Abb. 8 zeigt, in einigen Aufzuchten die Schwankungen beträchtlich sind.

Tabelle 4 (Erklärung im Text)

Kreuzungen mit Spätbestäubung ♀	Ka 1—3			Ka 4—12			Ka 14—16		
	%-gr. Samen	% v · ha	% I · ha	%-gr. Samen	% v · ha	% I · ha	%-gr. Samen	% v · ha	% I · ha
v · I *od.* Pl. *od.* Plstd.	18,2	6,3 (6,4)	10,7 (10,7)	8,8	3,5 (3,5)	4,8 (4,9)	3,5	1,0 (0,9)	2,3 (2,2)
v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd.	32,2	13,3 (13,3)	17,5 (17,5)	21,5	8,4 (8,4)	11,7 (11,7)	15,5	5,5 (5,5)	8,1 (8,1)
v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.	33,6	13,4 (13,5)	18,6 (19,4)	26,8	10,5 (10,5)	15,2 (14,5)	15,9	5,6 (5,6)	10,1 (10,1)

Die Kreuzungen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. ♀ haben bei Spätbestäubung wesentlich schlechter angesetzt als diejenigen bei Frühbestäubung. Selbst bei den Ka 1—3 mit den meisten Samen sind es nur noch 18,2% i. D. Wie die Tabelle 4 zeigt, werden die Samenansätze dann immer geringer. Die v · ha und I · ha nehmen entsprechend ab. Letztere sind, wie auch Abb. 2 zeigt, jetzt durchweg häufiger als die v · ha. Bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung war das nicht der Fall gewesen.

Sehr viel besser setzten die Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. ♀ an. Die v · ha und I · ha sind dementsprechend viel häufiger als zuvor. Das *Berteriana*-Plasma bewirkt also, daß die v- und I-Samenanlagen die ha-Schläuche besser anziehen. So war es ja schon bei den 4 Kreuzungen mit Frühbestäubung, die am besten angesetzt hatten, gewesen.

Deutlicher ist jetzt auch der Einfluß der *Berteriana*-Plastiden zu erfassen. Bei den Ka 1—3 der Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. ist allerdings der Samenansatz mit 33,6% gr. Sa. um nur 1,4% höher als bei denjenigen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. ♀. Die v · ha sind gleich häufig; aber die I · ha haben mit 18,6% um 1,1% zugenommen. Der Unterschied ist zwar nicht groß; es ist aber das angedeutet, was dann bei den Ka 4—12 und den zugehörigen Aufzuchten erkennbar ist, denn jetzt ist die durch die Plastiden bedingte Zunahme an großen Samen um 5,5% (26,8—21,3%) erheblich. Auch sind jetzt die v · ha mit

10,5% um 2,1% häufiger als in den Vergleichskreuzungen. Bei den I · ha (15,2%) ist der Unterschied (3,5%) noch größer. Die *Berteriana*-Plastiden bewirken bei diesen Kreuzungen eine Erhöhung der Affinitäten v—ha und I—ha. Bei den Ka 14—16 sind es dann gleich viel große Samen. Deshalb sind in den Aufzuchten die v · ha auch gleich häufig. Wenn aber die I · ha (10,1%) in den Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. ♀ um 2% häufiger sind, so kommt das daher, daß die Samen besser gekeimt haben und die Ausfälle geringer waren. Es wird schon so sein, daß bei schlechterem Samenansatz kein Einfluß der *Berteriana*-Plastiden mehr zu erkennen ist.

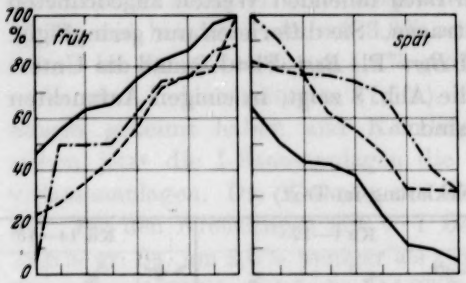


Abb. 12. Reifen und Altern der v-Samenanlagen bei den ——— v · I *od.* Pl. *od.* Plstd.; — — — v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd.; — · — · — v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.

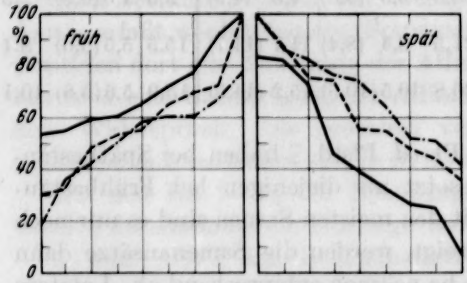


Abb. 13. Reifen und Altern der I-Samenanlagen bei den ——— v · I *od.* Pl. *od.* Plstd.; — — — v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd.; — · — · — v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.

Es fällt nun auf, daß die v · ha und I · ha aus den verschiedenen Kreuzungen verschieden zu- und abnehmen, so daß die Kurven für diese sich z. T. überschneiden. Das könnte daher kommen, daß die v- und I-Samenanlagen mit verschiedenem Plasma und Plastiden unterschiedlich reifen und altern. Deshalb wurden die diesbezüglichen Kurven in den Abb. 12 u. 13 vergleichsweise gezeichnet. Es sei nochmals darauf hingewiesen, daß durch die Art der Berechnung die Affinitätsunterschiede ausgeschaltet sind.

Wie die Abb. 12 zeigt, reifen die v-Samenanlagen der v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. schneller als bei der v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. und v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. Die beiden letzteren dürften sich kaum unterscheiden. Die schneller reifenden v-Samenanlagen der v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. altern auch schneller als die anderen beiden. Diese zeigen aber jetzt deutliche Unterschiede. Die v-Samenanlagen der v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. verlieren ihr chemotropisches Anziehungsvermögen am langsamsten.

Ganz das gleiche zeigen die Kurven der Abb. 13 für die I-Samenanlagen mit verschiedenem Plasma und Plastiden.

Dieses verschiedene Reifen und Altern der v- und I-Samenanlagen macht es verständlich, daß die durch die Aufzuchten ermittelten

Affinitätswerte recht verschieden sein können und daß sich scheinbar widersprechende Befunde ergeben können. So wurde z. B. auf Grund der Aufzuchten aus Samen der Ka 1—4 bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung geschlossen, daß die *Berteriana*-Plastiden die Affinitäten v—ha und I—ha erniedrigen (s. Tabelle 3). Bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung war es, wenigstens im Bereich der Ka 4—12, gerade umgekehrt.

Wenn man die Abb. 11 und die Tabellen 3 u. 4 genau betrachtet, kann man vermuten, daß die v-Samenanlagen sowohl der v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. wie auch der v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. in dem durch diese Untersuchungen nicht erfaßten Zustand, da sie die ha-Samenanlagen optimal anziehen, sich im Anziehungsvermögen nicht unterscheiden. Dementsprechend wären dann die Affinitäten v—ha die gleichen. Nur liegen diese Zustände zeitlich verschieden. Bezüglich der v-Samenanlagen der v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. möchte man aber doch annehmen, daß sie die ha-Schläuche in keinem Fall so gut anziehen wie diejenigen der beiden anderen v · I. Denn wenn sie das in der Zeit hätten tun können, da nicht gekreuzt wurde, würden die Kreuzungen mit Spätbestäubung wohl nicht so schlecht angesetzt haben. Für die I-Samenanlagen gilt das gleiche. Die hier angeschnittenen Fragen bedürfen noch einer Klärung. Doch haben auch schon diese Untersuchungen gezeigt, wie sehr es darauf ankommt, wann gekreuzt wird.

2. Die Kreuzungen mit *Oe. scabra* ♂

Die *Oe. scabra* ist eine Homozygote (hsc · hsc) mit nur einer Sorte von Pollenkörnern. In diesen Kreuzungen müßten also v · hsc und I · hsc auftreten.

a) *Oe. odorata* (v · I) *odorata*-Plasma *odorata*-Plastiden ♀. Die Kreuzungen mit Früh- und Spätbestäubung wurden in der Hauptsache am 24. 7. hergestellt. Von den wenigen des 14. 8. stammen nur die Ka 6 und 15 bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung.

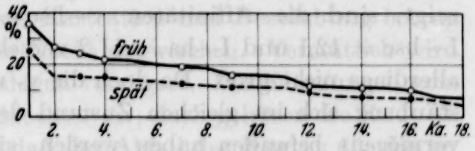


Abb. 14. % große Samen bei den Kreuzungen. —— v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × hsc · hsc, früh; – – – v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × hsc · hsc, spät

Wie die Abb. 14 zeigt, setzten die Kreuzungen mit Spätbestäubung schlechter an. Für die Ka 1—10 wurden folgende Werte gefunden:

früh: 36,1—16,4, i. D. 22,3% gr. Sa.; 0,1% geschr. Sa.; 0,2% gr. Pu.
spät: 25,8—11,6, i. D. 14,9% gr. Sa.; 0,1% geschr. Sa.; 0,0% gr. Pu.

Auf die Werte der folgenden Kapseln können wir verzichten. Es fällt auf, das jedesmal in der Ka 1 der Samenansatz sehr viel höher ist als bei den anderen.

Die Samen der markierten Kapseln wurden ausgelegt. Leider waren diejenigen der Ka 2 aus v · I × hsc · hsc (spät) verpilzt. Die Samen keimten sehr gut (95—100%). Die Ausfälle waren gering (2,3—0,3%). Das gilt auch für die folgenden Kreuzungen. Auf entsprechende Angaben wird deshalb von nun an verzichtet. Aus der Abb. 15, deren Kurven wie üblich gezeichnet wurden, ist zu entnehmen, daß bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung die v · hsc und I · hsc etwa gleich häufig sind. Allerdings überwiegen bei der Aufzucht aus Samen der Ka 1 die v · hsc auffällig. So kommt es, daß die für die ersten 3 Aufzuchten ermittelten Affinitäten v—hsc = 14,4 und I—hsc = 12,1 doch verschieden sind. Bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung sind die Affinitäten v—hsc = 9,9 und I—hsc = 8,7. Späterhin überwiegen die I · hsc, aber doch nur wenig. Immerhin sieht man, daß die I-Samenanlagen etwas weniger rasch altern als die v-Samenanlagen. Auf die sonst dafür gezeichneten Kurven wird hier verzichtet.

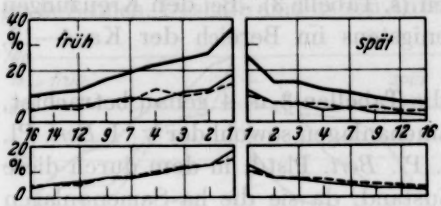


Abb. 15. v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × hsc · hsc. —— % große Samen; —— % v · hsc; – – – % I · hsc

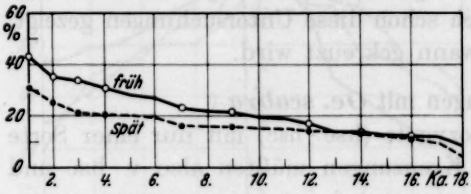


Abb. 16. % große Samen bei den Kreuzungen. —— v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. × hsc · hsc, früh; – – – v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. × hsc · hsc, spät

Wir könnten nun die v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × hsc · hsc- und v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × ha · ha-Kreuzungen miteinander vergleichen, zumal diese am gleichen Tag gemacht worden waren. Wie die Tabelle 10 zeigt, sind die Affinitäten v—hsc = 14,4 und v—ha = 11,3 bzw. I—hsc = 12,1 und I—ha = 11,2 verschieden. Hier ist der Unterschied allerdings nicht groß. Da doch die v- und I-Samenanlagen bei der Bestäubung sich im gleichen Zustand des chemotropischen Anziehungsvermögens befunden haben werden, sind die Unterschiede durch das unterschiedliche Reaktionsvermögen der hsc- und ha-Schläuche bedingt. Das konnte ja wiederholt nachgewiesen werden. Wir wollen uns also darauf beschränken, in erster Linie einen etwaigen Einfluß des Plasmas und der Plastiden zu erfassen.

b) ***Oe. odorata*** **(v · I)** ***Berteriana*****-Plasma** ***odorata*****-Plastiden ♀.** Die Kreuzungen an den verschiedenen Tagen (s. Tabelle 1) setzten gleich gut an. Irgendein Einfluß der möglicherweise andersartigen Außenbedingungen ist nicht erkennbar. Die Kurven der Abb. 16 fallen

anfänglich auffallend stark ab. So war es auch bei den vorigen Kreuzungen gewesen. Für die Ka 1—10 haben wir folgende Werte:

früh: 43,1—19,9, i. D. 28,5% gr. Sa.; 0,5% geschr. Sa.; 0,5% gr. Pu.
spät: 31,0—15,5, i. D. 20,2% gr. Sa.; 0,7% geschr. Sa.; 0,2% gr. Pu.

Die Kreuzungen mit Spätbestäubung setzten schlechter an, doch wird der Unterschied bei schlechterem Samenansatz kleiner. In der Abb. 17 sind wie üblich die Kurven für die % gr. Sa. bei den in Abb. 16 markierten Kapseln für die je 9 Aufzuchten gezeichnet, darunter die Kurven für die v · hsc und I · hsc. Wir sehen, daß bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung im allgemeinen die v · hsc häufiger sind als die I · hsc. Die aus den ersten 3 Aufzuchten erhaltenen Affinitäten sind: v—hsc = 18,7, I—hsc = 15,7. Bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung überwiegen aber zumeist die I · hsc. Jetzt sind die Affinitäten: v—hsc = 11,2, I—hsc = 12,5. Demnach müssen die schneller reifenden v-Samenanlagen auch schneller gealtert sein.

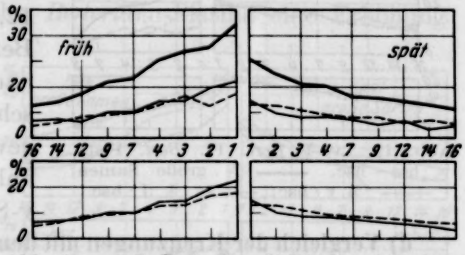


Abb. 17. v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. × hsc · hsc.
——— % große Samen; —— % v · hsc;
– – – % I · hsc

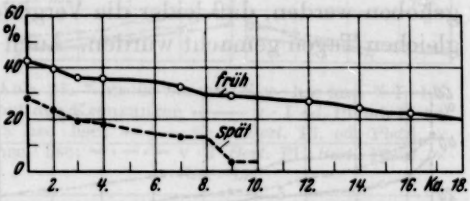


Abb. 18. % große Samen bei den Kreuzungen.
——— v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. × hsc · hsc, früh;
– – – v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. × hsc · hsc, spät

c) ***Oe. odorata*** **(v · I)** ***Berteriana*****-Plasma** ***Berteriana*****-Plastiden ♀.** Die Kreuzungen mit Frühbestäubung waren am 28. 7. und 4. 8. gemacht worden. Die Zeit zwischen Kastration und Bestäubung betrug 16 bzw. 17 Stunden. Es lag eine Nacht dazwischen. Vermutlich wird dadurch das Reifen der Samenanlagen verzögert. Die Kreuzungen vom 28. 7. setzten vielleicht etwas schlechter an; doch gehören die Ka 1—3, 6 und 7 zu diesen. Es fällt auf, daß der Abfall der Kurven für die gr. Sa. weniger steil ist. Gezählt wurden (Abb. 18):

früh:
42,6—28,3, i. D. 34,3% gr. Sa.; 0,3% geschr. Sa.; 0,2% gr. Pu. (Ka 1—10)
spät:
28,0—13,2, i. D. 18,2% gr. Sa.; 0,2% geschr. Sa.; 0,1% gr. Pu. (Ka 1—8)

Von den Kreuzungen am 27. 7. konnte allein Ka 9 ausgezählt werden. Alle anderen hatten zu schlecht angesetzt. Woher das kommt, ist nicht bekannt. Aus der in üblicher Weise gezeichneten Abb. 19 ist zu

entnehmen, daß bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung bei geringerem Samenansatz die v · hsc etwas häufiger sind als die I · hsc. Allerdings sind die Unterschiede nicht groß. Hernach sind bei den üblichen Schwankungen die v · hsc und I · hsc etwa gleich häufig. Die Affinitäten sind: v—hsc = 18,5, I—hsc = 18,1. Bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung überwiegen im allgemeinen die I · hsc. I—hsc = 12,4 ist größer als v—hsc = 9,3. Bei den v-Samenanlagen muß demnach die Abnahme des chemotropischen Anziehungsvermögens größer gewesen sein als bei den I-Samenanlagen, anders ausgedrückt, die v-Samenanlagen altern schneller.

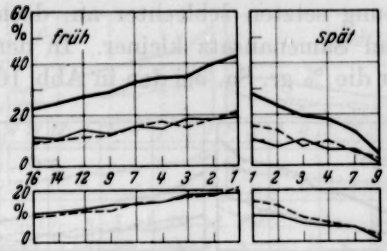


Abb. 19. v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. × hsc · hsc. ——— % große Samen; —— % v · hsc; ——— % I · hsc

d) Vergleich der Kreuzungen mit den verschiedenen *Oe. odorata* ♀♀♀. Ehe wir die in den Abschnitten a—c besprochenen Kreuzungen miteinander vergleichen, soll nochmals unter Hinweis auf Tabelle 1 hervorgehoben werden, daß leider die Vergleichskreuzungen nicht alle an den gleichen Tagen gemacht wurden. Auch sind die Zeiten zwischen Kastration und Bestäubung nicht die gleichen. Wenn auch angestrebt wurde, möglichst genaue Parallel-Kreuzungen herzustellen, so war das bei dem Umfang der Untersuchungen schlechterdings unmöglich. Vermutlich hätten aber solche auch keine anderen Ergebnisse gehabt.

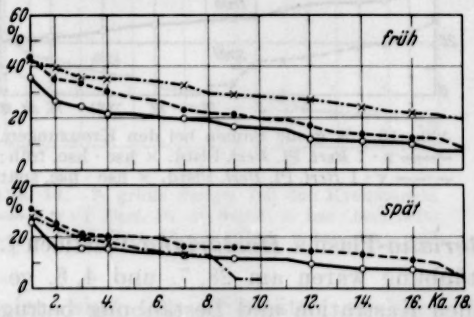


Abb. 20. % große Samen bei den Kreuzungen ——— v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × hsc · hsc; ——— v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. × hsc · hsc; — · — · — v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. × hsc · hsc

In der Abb. 20 sind oben die Kurven für die Samenansätze der Kreuzungen mit Frühbestäubung gezeichnet. Diejenigen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. ♀ setzten offenbar am schlechtesten an. Der Durchschnittswert für die Ka 1—10 ist 22,3%, bei denjenigen mit der v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. ♀ aber 28,5%. Die Kurve für diese liegt durchweg über derjenigen für die Kreuzungen v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. ♀. Da die beiden ♀♀ sich nur im Plasma unterscheiden, ist der sicher bessere Samenansatz durch das *Berteriana*-Plasma bedingt. Noch besser ist der Samenansatz (Ka 1—10: 34,3% i. D. gr. Sa.) bei den Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. ♀. Nur der Höchstwert (42,6%) ist etwas kleiner als derjenige der Vergleichskreuzungen. Mit

solchen gelegentlichen Abweichungen muß man immer rechnen. Hat schon das *Berteriana*-Plasma eine Erhöhung des Samenansatzes bedingt, so wirken sich die *Berteriana*-Plastiden in gleicher Weise aus.

Bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung sind, wie die unteren Kurven der Abb. 20 zeigen, ebenfalls Unterschiede im Samenansatz vorhanden. Wieder setzten diejenigen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. ♀ am schlechtesten an (Ka 1—10: 14,9% gr. Sa. i. D.), fast durchweg besser die mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. (Ka 1—10: 20,2% gr. Sa. i. D.). Also auch hier bewirkt das mütterliche *Berteriana*-Plasma eine Erhöhung des Samenansatzes. Im Gegensatz zu den Kreuzungen mit Frühbestäubung sind es in den v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. × hsc · hsc-Kreuzungen mit 18,2% i. D. bei den Ka 1—8 weniger gr. Sa., aber, wie die Kurven zeigen, doch noch etwas mehr als bei den Kreuzungen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. Die Ka 9 mit dem auffallend schlechten Samenansatz ist dabei allerdings nicht berücksichtigt.

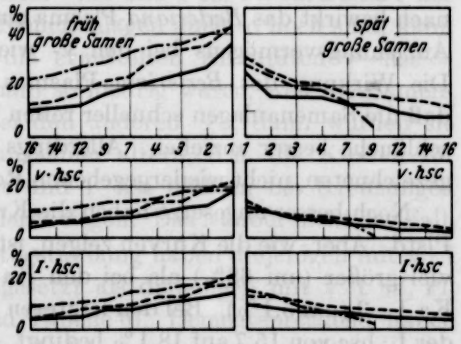


Abb. 21. % große Samen, % v · hsc und % I · hsc bei den Kreuzungen —— v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × hsc · hsc; – – – v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. × hsc · hsc; —·—·— v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. × hsc · hsc

Wie die Anteile der v · hsc und I · hsc sich bei den verschiedenen Kreuzungen verändert haben, ergibt ein Vergleich der Aufzuchten an Hand der Abb. 21 und der Tabelle 5. In dieser sind die Durchschnittswerte an gr. Sa. von Kapseln mit gutem,

Tabelle 5

Kreuzungen mit Frühbestäubung ♀♀♀	Kapsel 1—3			Kapsel 4—9			Kapsel 12—16		
	%-gr. Samen	% v · hsc	% I · hsc	%-gr. Samen	% v · hsc	% I · hsc	%-gr. Samen	% v · hsc	% I · hsc
v · I *od.* Pl. *od.* Plstd.	29,2	14,4 (14,4)	12,1 (13,0)	19,4	8,7 (8,7)	9,6 (8,7)	11,3	5,5 (5,5)	4,9 (4,9)
v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd.	37,4	18,7 (18,7)	15,7 (15,8)	25,3	11,6 (11,6)	10,7 (10,6)	14,7	7,0 (7,0)	6,5 (6,5)
v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.	39,3	18,5 (18,5)	18,1 (18,9)	32,4	14,1 (14,7)	14,8 (14,0)	24,7	12,1 (11,6)	10,4 (10,4)

mittlerem und schlechtem Samenansatz sowie die durchschnittlichen Anteile der v · hsc und I · hsc in den entsprechenden Aufzuchten angegeben. In Klammern beigefügt sind die Durchschnittswerte der

entsprechenden Bereiche der unteren Kurven für die v · hsc und I · hsc der Abb. 21.

Bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung hat der Samenansatz bei denjenigen mit der v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. ♀ in den 3 Gruppen der Tabelle 5 um rund 30% gegenüber den Kreuzungen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. ♀, deren Werte = 100% gesetzt wurden, zugenommen, entsprechend auch die v · hsc um 29,9, 33,3 und 27,3%, also ziemlich gleichmäßig bei den verschiedenen Aufzuchtgruppen. Für die I · hsc sind die entsprechenden Werte 29,8, 11,5 und 32,7%. In der mittleren Gruppe ist hier also die Zunahme geringer. Das mag Zufall sein. Demnach bewirkt das *Berteriana*-Plasma eine Erhöhung des chemotropischen Anziehungsvermögens bei den v- wie auch bei den I-Samenanlagen. Die Wirkung des *Berteriana*-Plasmas könnte einfach darin bestehen, daß die Samenanlagen schneller reifen und dementsprechend die Pollenschläuche besser anziehen. Allerdings zeigen das die in üblicher Weise gezeichneten, nicht wiedergegebenen Reifungskurven nicht sehr deutlich.

Noch besser angesetzt haben die Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. Aber, wie die Kurven zeigen, ist die Zunahme bei den Ka 12—16 viel größer (um 68%) als bei den Ka 4—9 (um 28,1%) oder gar den Ka 1—3 (um 5,1%). Bei den letzteren ist sie allein durch eine Zunahme der I · hsc von 15,7 auf 18,1% bedingt. Bei den anderen beiden Gruppen nehmen die I · hsc und v · hsc immer stärker zu. Das wird besonders deutlich, wenn man die Differenzen auf die Werte von v · hsc und I · hsc aus den Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. bezieht. Wir können die abermalige Erhöhung des Samenansatzes bei den Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. damit erklären, daß die v- und I-Samenanlagen noch schneller reifen und deshalb die hsc-Schläuche besser anziehen.

Es ist wiederholt die Frage angeschnitten worden, ob nicht die v- und I-Samenanlagen in Abhängigkeit vom Genom der Eizelle (Synergiden), aber auch dem Plasma und den Plastiden verschieden schnell reifen und altern und daß dadurch Affinitätsunterschiede zustande kommen. Dabei wäre es denkbar, daß im Zustand optimaler Reife die hsc-Schläuche von den v- und I-Samenanlagen gleich gut angezogen werden. Sofern diese Optima zeitlich verschieden liegen, wird man sie in Parallelkreuzungen nicht gleichzeitig erfassen können und deshalb stets Affinitätsunterschiede finden.

Es fällt nun auf, daß die Affinitäten v *Bert.* Pl. *od.* Plstd. — hsc und v *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. — hsc gleich sind (18,7 und 18,5) und daß die Affinität I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. — hsc = 18,1 ebenso hoch ist. Dagegen sind bei den Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. ♀ die Affinitäten v—hsc und I—hsc verschieden. Es könnte nun so sein, daß bei der v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. die v-Samenanlagen so reifen, daß bereits bei Kreuzungen mit Frühbestäubung der überhaupt höchstmögliche Anteil

an v · hsc erhalten wird. Da die I-Samenanlagen langsamer reifen, wird bei ihnen der Höchstbetrag nicht erreicht.

Bei der v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. reifen zwar die v-Samenanlagen, wie wir gesehen haben, schneller, aber das Optimum der chemotropischen Anziehung, das sie eine Zeitlang beibehalten, ist bei ihnen das gleiche wie zuvor. Deshalb haben wir wieder die Affinität v—hsc = 18,5. Auch die I-Samenanlagen reifen jetzt schneller, und so kommt es, daß wir jetzt in ein paar Kreuzungen den Höchstbetrag der I · hsc erhalten; dieser aber ist jetzt so hoch wie bei den v · hsc, nämlich 18,1%. Ob die Affinitäten v *od.* Pl. *od.* Plstd.—hsc und I *od.* Pl. *od.* Plstd.—hsc bei optimalem Reifezustand der Samenanlagen auch so hoch sind, kann bezweifelt werden, denn wenn die ermittelten Affinitäten v—hsc = 14,4 und I—hsc = 12,1 nur deshalb so niedrig waren, weil die Samenanlagen langsamer reiften als bei den anderen ♀♀, dann würden sie allen Erfahrungen nach auch langsamer altern, d.h. die Kurven für den Samenansatz, für die v · hsc und I · hsc müßten bei Kreuzungen mit Spätbestäubung über den anderen liegen. Das ist aber nicht der Fall.

Bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung haben diejenigen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. ♀ besser angesetzt als diejenigen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. ♀ (s. Abb. 20 u. 21 und Tabelle 6). Dementsprechend haben die v · hsc, besonders aber die I · hsc zugenommen. Die relative Zunahme ist bei den schlechter ansetzenden Kreuzungen größer als bei den besser ansetzenden. Wieder bewirkt das *Berteriana*-Plasma eine Erhöhung der Affinitäten. Ob das lediglich dadurch bedingt ist, daß die Samenanlagen der v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. langsamer altern, ist fraglich. Daß die v-Samenanlagen schneller altern als die I-Samenanlagen, zeigt die Abb. 17.

Tabelle 6

Kreuzungen mit Spätbestäubung ♀♀♀	Kapsel 1—3			Kapsel 4—9			Kapsel 12—16		
	%-gr. Samen	% v · hsc	% I · hsc	%-gr. Samen	% v · hsc	% I · hsc	%-gr. Samen	% v · hsc	% I · hsc
v · I *od.* Pl. *od.* Plstd.	20,8	9,9 (9,9)	8,7 (8,7)	13,4	5,8 (5,8)	6,3 (6,5)	8,3	3,0 (3,0)	4,6 (4,4)
v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd.	25,8	11,2 (11,3)	12,5 (12,5)	17,7	7,3 (7,6)	8,8 (8,8)	13,2	5,2 (4,9)	6,7 (6,7)
v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.	23,6	9,3 (9,3)	12,4 (13,1)	15,7*	6,1 (6,1)	7,7 (6,6)			

* Kapsel 4 und 7.

Bei den Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. ♀ ist der Samenansatz wieder schlechter. Nach der Tabelle 6 haben anfänglich nur die v · hsc von 11,2% auf 9,3% abgenommen, nicht aber die I · hsc, weil die v-Samenanlagen auch hier schneller altern als die I-Samenanlagen.

Hernach nehmen die I · hsc ebenfalls ab. Vermutlich ist der geringere Samenansatz bei den Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. ♀♀ gegenüber denen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. dadurch bedingt, daß die schneller reifenden Samenanlagen der letzteren auch eher altern und ihr chemotropisches Anziehungsvermögen stärker verlieren.

So haben auch diese Kreuzungen gezeigt, daß es nicht gleichgültig ist, welches Plasma und Plastiden die ♀♀ haben. Ob durch diese beiden lediglich das Reifen und Altern der Samenanlagen geändert wird und dadurch unterschiedliche Affinitäten erhalten werden, oder ob nicht doch die optimalen Affinitäten in der Abhängigkeit von Plasma und Plastiden verschieden sind, muß offen bleiben. Hierfür hätten Kreuzungen mit einer mittleren Bestäubungszeit gemacht werden müssen.

3. Die Kreuzungen mit *Oe. campylocalyx* ♂

Die *Oe. campylocalyx* ist nach Rühl eine halbheterogame Komplexheterozygote mit den Komplexen ck und cl. Durch den Pollen wird nur ck vererbt. Wir haben also auch hier nur eine Pollenschlauchsorte. In den Kreuzungen mit *Odorata* (v · I) treten demnach v · ck und I · ck auf.

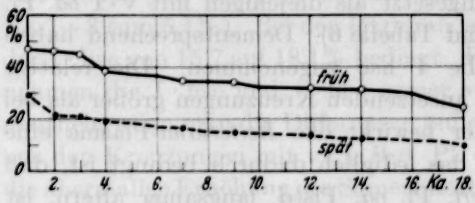


Abb. 22. % große Samen bei den Kreuzungen
——— v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × ck · cl, früh;
– – – v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × ck · cl, spät

a) *Oe. odorata* (v · I) *odorata*-Plasma *odorata*-Plastiden ♀. Die Kreuzungen wurden zumeist am 27. 7. gemacht. Bei denjenigen mit Frühbestäubung war 8 Stunden nach der Kastration bestäubt worden. Sie setzten sehr gut an (Abb. 22). Es wurden gezählt:

Ka 1—10: 47,1—32,6, i. D. 38,7% gr. Sa.; 0,1% geschr. Sa.; 0,2% gr. Pu.
Ka 11—18: 32,2—24,2, i. D. 29,7% gr. Sa.; 0,2% geschr. Sa.; 0,2% gr. Pu.

Sehr viel schlechter war der Samenansatz bei Spätbestäubung, wenn 53 bzw. 78 Stunden nach der Kastration bestäubt wurde. Die Ka 16 u. 17 stammen aus den Kreuzungen vom 14. 8.

Ka 1—10: 29,2—14,1, i. D. 18,6% gr. Sa.; 0,0% geschr. Sa.; 0,0% gr. Pu.
Ka 11—18: 13,8— 9,4, i. D. 12,1% gr. Sa.; 0,0% geschr. Sa.; 0,0% gr. Pu.

Die Samen der in der Abb. 22 markierten Kapseln wurden ausgelegt. Sie keimten wieder sehr gut. Die Ausfälle waren gering.

Aus den unteren Kurven der Abb. 23 ist abzulesen, daß die v · ck bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung im allgemeinen häufiger sind als die I · ck. Die Unterschiede werden geringer, wenn der Samenansatz gut bzw. sehr schlecht ist. In der Aufzucht aus den Samen der Ka 1 sind die v · ck (21,6%) etwa so häufig wie die I · ck (22,6%). So ist

es auch bei der Aufzucht aus Samen der Ka 18 (11,0% v · ck, 10,2% I · ck). Da aber die v-Samenanlagen schneller reifen als die I-Samenanlagen, ist bei mittlerem Samenansatz die Affinität v—ck größer als I—ck. Mit zunehmender Reife ziehen die I-Samenanlagen die ck-Schläuche fast so gut an wie die v-Samenanlagen. Es sind auch die für die ersten 3 Aufzuchten berechneten Affinitäten nicht sehr verschieden (v—ck = 22,1, I—ck = 21,0). Durch Kreuzungen, bei denen etwa 30 Stunden nach der Kastration bestäubt wurde, hätte sich zeigen lassen, wie die Affinitäten sich weiterhin ändern. Es kann beispielsweise die Affinität I—ck weiter zunehmen, während v—ck gleich bleibt oder bereits abzugeben beginnt. Jedenfalls sind bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung die I · ck häufiger als die v · ck. Offensichtlich altern die v-Samenanlagen schneller als die I-Samenanlagen. Die aus den ersten 3 Aufzuchten erhaltenen Affinitäten sind: v—ck = 10,4, I—ck = 12,6.

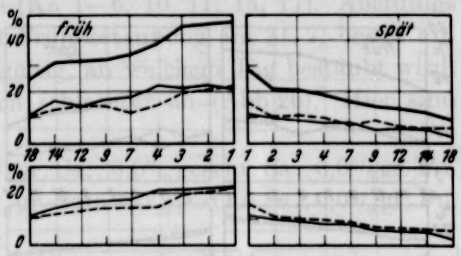


Abb. 23. v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × ck · cl.
——— % große Samen; ——— % v · ck;
– – – % I · ck

b) ***Oe.odorata*** **(v · I)** ***Berteriana*-Plasma** ***odorata*-Plastiden** ♀. Diese Kreuzungen wurden am 1. 8. und 5. 8. hergestellt. Diejenigen mit Frühbestäubung setzten sehr gut an (Abb. 24). Dabei ist kaum ein Unterschied zwischen den Kreuzungen mit 18 bzw. 6 Stunden zwischen Kastration und Bestäubung. In einem Fall lag eine Nacht dazwischen, in der sich offensichtlich der Zustand der Blüte nicht sehr verändert. Das konnte wiederholt festgestellt werden. Folgende Werte wurden erhalten:

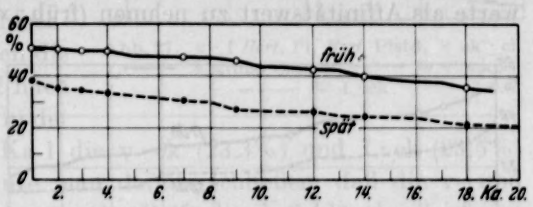


Abb. 24. % große Samen bei den Kreuzungen
——— v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. × ck · cl, früh;
– – – v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. × ck · cl, spät

Ka 1—10: 51,1—43,8, i.D. 48,1% gr. Sa.; 0,4% geschr. Sa.; 0,2% gr. Pu.
Ka 11—19: 43,6—34,4, i.D. 39,2% gr. Sa.; 0,2% geschr. Sa.; 0,1% gr. Pu.

Die Kreuzungen mit Spätbestäubung, 51 und 53 Stunden nach der Kastration, setzten wieder schlechter an. Hier sind die Werte (Abb. 24):

Ka 1—10: 38,7—26,7, i.D. 32,1% gr. Sa.; 0,1% geschr. Sa.; 0,1% gr. Pu.
Ka 11—19: 26,6—21,3, i.D. 21,7% gr. Sa.; 0,4% geschr. Sa.; 0,2% gr. Pu.

Die Samen der in der Abb. 24 markierten, in Abb. 25 angegebenen Kapseln keimten sehr gut. Auch die Ausfälle waren gering. Das sind

notwendige Voraussetzungen für diese Untersuchungen. Die Anteile der v · ck und I · ck schwanken in den einzelnen Aufzuchten, was auf ein voneinander unabhängiges Variieren hindeuten dürfte. Ordnet man die Anteile nach fallenden Werten, so sieht man, daß bei den Kreuzungen mit Früh- und Spätbestäubung fast durchweg die I · ck häufiger sind als die v · ck. Groß sind die Unterschiede aber nicht. Nimmt man wie üblich die Durchschnittswerte der v · ck und I · ck bei den ersten drei Kreuzungen mit Frühbestäubung als Affinitätswerte, so sind die Affinitäten v—ck = 23,3 und I—ck = 23,5 allerdings gleich. Für die Kreuzungen mit Spätbestäubung sind die Affinitäten v—ck = 15,9 und I—ck = 18,9. Der Unterschied ist deshalb so groß, weil es in der Aufzucht aus Samen der Ka 3 besonders viel I · ck und wenig v · ck waren. So wäre es in diesem Fall besser, jeweils den Durchschnitt der 3 Höchstwerte als Affinitätswert zu nehmen (früh: v—ck = 23,3, I—ck = 24,7; spät: v—ck = 17,4, I—ck = 18,9). Aber es ist doch nicht angebracht, im einen Fall diese, in einem anderen jene Berechnungsart zu verwenden. Man sieht aber auch hier wieder, wie schwer es ist, die Affinitäten zu bestimmen. Vermutlich sind die I · ck in jedem Fall häufiger als die v · ck. Unterschiede im Reifen und Altern der v- und I-Samenanlagen sind hier nicht erkennbar. Demnach würden die I-Samenanlagen die ck-Schläuche besser chemotropisch anziehen als die v-Samenanlagen.

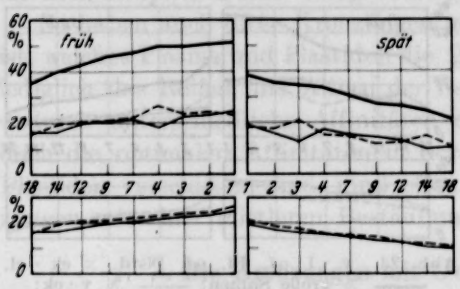


Abb. 25. v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. × ck · cl. —— % große Samen; —— % v · ck; – – – % I · ck

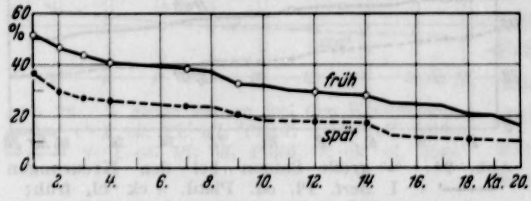


Abb. 26. % große Samen bei den Kreuzungen —— v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. × ck · cl, früh; – – – v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. × ck · cl, spät

c) ***Oe. odorata* (v · I) *Berteriana*-Plasma *Berteriana*-Plastiden ♀.** Die Kreuzungen mit Frühbestäubung waren am 31. 7. und 7. 8. gemacht worden. Bestäubt wurde 7 bzw. 8 Stunden nach der Kastration (s. Tabelle 1). Die Kreuzungen vom 31. 7. setzten besser an. Die Ka 1—4, 6—8, 13, 19, 20 gehören hierher (Abb. 26). Die Auszählung der Kapseln ergab folgende Werte:

Ka 1—10: 51,1—31,9, i. D. 40,1% gr. Sa.; 0,2% geschr. Sa.; 0,1% gr. Pu.
Ka 11—20: 30,3—16,5, i. D. 24,8% gr. Sa.; 0,1% geschr. Sa.; 0,2% gr. Pu.

Die Kreuzungen mit Spätbestäubung waren an den gleichen Tagen hergestellt worden. Bei denjenigen vom 7. 8. lagen 72 Stunden zwischen Kastration und Bestäubung, also sehr viel mehr als bei denen vom 31. 7. (47 Stunden). Das mag mit schuld daran sein, daß die Kreuzungen von diesem Tag besser ansetzten (Ka 1—6, 10, 11, 13, 17). Allerdings hatten auch die Kreuzungen mit Frühbestäubung am 31. 7. besser angesetzt. Es ist also nicht gleichgültig, an welchem Tag bestäubt wird. Wieder setzten diese Kreuzungen schlechter an (Abb 26). Hier sind die Werte:

Ka 1—10: 36,4—18,4, i. D. 25,5% gr. Sa.; 0,6% geschr. Sa.; 0,0% gr. Pu.
Ka 11—20: 18,1—10,5, i. D. 14,1% gr. Sa.; 0,1% geschr. Sa.; 0,0% gr. Pu.

Von den Kreuzungen mit Frühbestäubung wurden 8 aufgezogen. Die Samen der Ka 18 waren verpilzt gewesen und keimten deshalb schlecht. Aus der Abb. 27 ist ersichtlich, daß sowohl die v · ck wie die I · ck entsprechend dem Samenansatz zunehmen. Im allgemeinen sind letztere häufiger. Nur bei schlechtem Samenansatz überwiegen die v · ck. Dem Kurvenverlauf nach ist das kein Zufall. Wenn in der Aufzucht aus Samen der Ka 1 die v · ck (23,3%) und I · ck (23,5%) gleich häufig sind, so könnte man daraus schließen, daß die v- und I-Samenanlagen im Zustand optimaler Reife die ck-Schläuche gleich gut anziehen. Ob dem so ist, hätten Kreuzungen mit mittlerer Bestäubungszeit ergeben müssen. Die Affinitäten sind: v—ck = 20,7, I—ck = 23,2. Bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung schwanken im Gegensatz zu denen mit Frühbestäubung die Anteile der v · ck und I · ck erheblich. Die Affinitäten v—ck = 12,6 und I—ck = 15,5 sind jetzt recht verschieden. Ordnen wir die Anteile nach fallenden Werten an, so sind wieder die I · ck zunächst häufiger als die v · ck. Vermutlich altern die v-Samenanlagen schneller. Ist der Samenansatz schlecht, ist es umgekehrt.

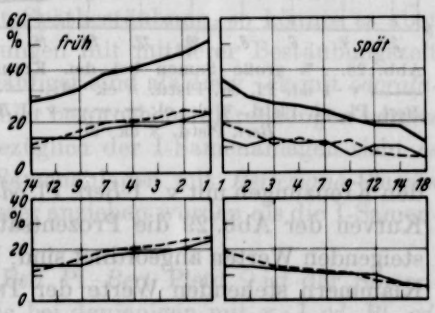


Abb. 27. v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. × ck · cl.
——— % große Samen; ——— % v · ck;
– – – % I · ck

d) Vergleich der Kreuzungen mit den verschiedenen *Oe. odorata* ♀♀♀. Das bei dem Vergleich der Kreuzungen mit ha · ha bzw. hsc · hsc ♂♂ einleitend Ausgeführte gilt auch hier. Es braucht nicht wiederholt zu werden.

Wie die Abb. 28 zeigt, setzen bei Frühbestäubung die Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. besser an als diejenigen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. ♀. Anfänglich ist der Unterschied nicht sehr groß. Er wird um so größer, je schlechter der Samenansatz ist. Setzen wir die in der

Tabelle 7 angegebenen Durchschnittswerte für die gr. Sa. der Ka 1—3, 4—9 und 12—18 der Kreuzungen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. ♀ jeweils = 100%, so haben wir bei den Kreuzungen mit der v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd.♀ die Werte 109,8, 135,9 und 137,8%. Sowohl die v · ck als auch die I · ck nehmen zu, aber verschieden stark. Wir können das dadurch veranschaulichen, daß wir die durchschnittlichen Anteile der v · ck bzw. I · ck bei den Kreuzungen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. in den aus der Tabelle 7 ersichtlichen Bereichen = 100% setzen und darauf diejenigen aus den Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. beziehen. Da in den unteren Kurven der Abb. 29 die Prozentsätze der v · ck bzw. der I · ck nach steigenden Werten angeordnet sind, legen wir zweckmäßigerweise die in Klammern stehenden Werte der Tabelle 7 zugrunde, also die Durchschnittswerte für die entsprechenden Bereiche. Wir erhalten dann folgende Werte:

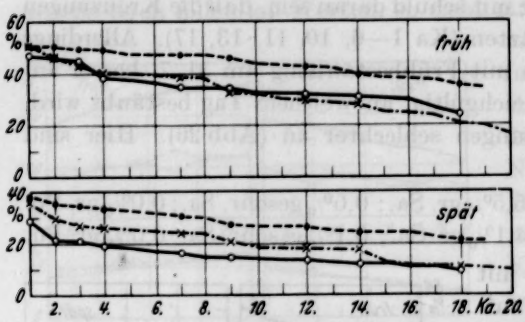


Abb. 28. % große Samen bei den Kreuzungen —— v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × ck · cl; — — — v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. × ck · cl; — · — · — v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. × ck · cl

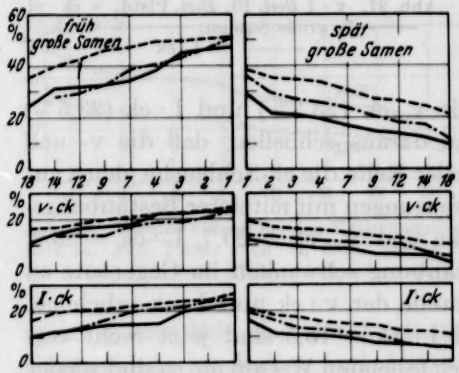


Abb. 29. % große Samen, % v · ck und % I · ck bei den Kreuzungen —— v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × ck · cl; — — — v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. × ck · cl; — · — · — v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. × ck · cl

v · ck: 104,5%, 109,5%, 123,7%
I · ck: 117,6%, 148,3%, 159,8%

Wir sehen, daß das *Berteriana*-Plasma bei den verschieden konstituierten Samen-Anlagen sich verschieden stark auswirkt. Vermutlich reifen die v-Samenanlagen der v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. schneller als diejenigen der v · I *od.* Pl. *od.* Plstd., noch schneller vergleichsweise aber die I-Samenanlagen.

Die immer wieder auftauchende Frage ist aber, ob bei optimaler chemotropischer Anziehung noch ein Einfluß des Plasmas vorhanden ist, und ob nicht in diesem Fall die Affinitäten gleich sind. Tatsächlich sind ja die aus den ersten 3 Aufzuchten erhaltenen Affinitäten v *od.* Pl. *od.* Plstd.—ck = 22,1 und v *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.—ck = 23,3 nicht sehr verschieden (s. Tabelle 7). Vergleichen wir den Kurvenverlauf

Tabelle 7

Kreuzungen mit Frühbestäubung ♀	Kapsel 1—3			Kapsel 4—9			Kapsel 12—18		
	%-gr. Samen	% v · ck	% I · ck	%-gr. Samen	% v · ck	% I · ck	%-gr. Samen	% v · ck	% I · ck
v · I. *od.* Pl. *od.* Plstd.	46,1	22,1 (22,3)	21,0 (21,0)	35,1	19,1 (18,9)	13,7 (14,7)	28,6	13,9 (13,9)	12,6 (11,7)
v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd.	50,6	23,3 (23,3)	23,5 (24,7)	47,7	20,2 (20,7)	23,0 (21,8)	39,4	17,7 (17,2)	18,7 (18,7)
v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.	46,9	20,7 (20,9)	23,2 (23,2)	37,3	16,5 (16,4)	18,8 (18,8)	28,8	13,8 (13,8)	12,5 (12,5)

für die beiden v · ck der Kreuzungen mit Frühbestäubung mit dem für die v · ck der Kreuzungen mit Spätbestäubung, so könnte es aber durchaus so sein, daß bei Kreuzungen mit mittlerer Bestäubungszeit die v · ck mit *Berteriana*-Plasma häufiger sind als die v · ck mit *odorata*-Plasma, die im Vergleich mit den hier besprochenen Kreuzungen bereits wieder abzunehmen beginnen. Bezüglich der I-Samenanlagen sieht es aber doch so aus, als ob die I-Samenanlagen mit *Berteriana*-Plasma in jedem Fall die ck-Schläuche besser anziehen würden als die I-Samenanlagen mit *odorata*-Plasma.

Bei den Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. ♀ ist der Samenansatz wieder geringer und so wie bei denjenigen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. Die Abnahme bei den v · ck ist im allgemeinen stärker als bei den I · ck. Offensichtlich reifen die v-Samenanlagen der v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. langsamer als die der anderen beiden v · I. Deshalb sind die v · ck in diesen Kreuzungen am wenigsten häufig. Ob bei optimaler chemotropischer Anziehung noch Affinitätsunterschiede vorhanden sind, kann nicht gesagt werden. Auch bei den I-Samenanlagen bedingen die *Berteriana*-Plastiden eine Verminderung des chemotropischen Anziehungsvermögens, aber weniger stark als bei den v-Samenanlagen. Die I · ck aus den Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. sind doch zumeist häufiger als in den Kreuzungen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. ♀.

Bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung, die durchweg schlechter ansetzten als die mit Frühbestäubung, ist ebenfalls der Einfluß des Plasmas und der Plastiden unverkennbar.

Am schlechtesten setzten die Kreuzungen mit der v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. an (s. Abb. 28 und Tabelle 8). Bei ihnen sind die I · ck häufiger als die v · ck. Sehr viel höher ist der Samenansatz bei den Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. ♀. Die Werte, bezogen auf die entsprechenden bei den Kreuzungen v · I *od.* Pl. *od.* Plstd., sind für die drei aus der Tabelle 8 ersichtlichen Bereiche 151,9, 181,5 und 204,2%. Je besser der Samenansatz ist, desto kleiner sind die Unterschiede. Ob solche noch vorhanden sind, wenn man aus vielen Vergleichskreuzungen diejenigen

Tabelle 8

Kreuzungen mit Spätbestäubung ♀	Kapsel 1—3			Kapsel 4—9			Kapsel 12—18		
	%-gr. Samen	% v · ck	% I · ck	%-gr. Samen	% v · ck	% I · ck	%-gr. Samen	% v · ck	% I · ck
v · I *od.* Pl. *od.* Plstd.	23,9	10,4 (10,4)	12,6 (12,6)	16,8	7,4 (7,5)	8,8 (8,8)	11,8	4,9 (4,8)	6,4 (6,4)
v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd.	36,3	15,9 (17,4)	18,9 (18,9)	30,5	15,5 (14,1)	14,0 (14,9)	24,1	11,1 (10,9)	12,4 (11,5)
v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.	31,0	12,6 (13,1)	15,5 (16,3)	23,4	10,2 (10,9)	12,4 (11,6)	15,7	8,6 (7,4)	6,4 (6,4)

mit den meisten Samen herausgreift, könnten erst weitere Untersuchungen ergeben. Sowohl die v · ck wie auch die I · ck haben zugenommen. Folgende Werte wurden berechnet:

v · ck: 167,3%, 188,0%, 227,1%
I · ck: 150,0%, 169,3%, 179,7%.

Offensichtlich verlieren die v- und I-Samenanlagen der v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. ihr chemotropisches Anziehungsvermögen langsamer als die der v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. Bei den Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. ♀ ist der Samenansatz wieder geringer. Die v · ck und I · ck nehmen ab, erstere anfänglich etwas weniger stark als letztere. Die *Berteriana*-Plastiden bewirken demnach ein rascheres Altern der beiden Samenanlagensorten.

4. Die Kreuzungen mit B · II ♂

Die B · II stammt aus den Kreuzungen zur Analyse der *Oe. Berteriana* (B · *l*). Sie ist eine halbheterogame Komplexheterozygote, bei der durch die Pollenschläuche nur der B-Komplex der *Oe. Berteriana* übertragen wird. Demnach müssen in den Kreuzungen mit v · I v · B und I · B auftreten (meist B · v und B · I geschrieben).

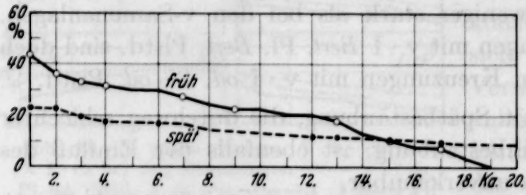


Abb. 30. % große Samen bei den Kreuzungen —— v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × B · II, früh; – – – v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × B · II, spät

a) ***Oe. odorata* (v · I) *odorata*-Plasma *odorata*-Plastiden ♀.** Die Kreuzungen wurden am 24. 7. und 14. 8. gemacht, 7—8 bzw. 49—54 Stunden nach der Kastration.

Bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung war der Samenansatz z. T. recht gut (Abb. 30), aber er fiel dann verhältnismäßig rasch ab. Gezählt wurden:

Ka 1—10: 43,5—22,2, i. D. 30,0% gr. Sa.; 0,6% geschr. Sa.; 2,8% gr. Pu.
Ka 11—15: 20,4—10,6, i. D. 16,5% gr. Sa.; 1,6% geschr. Sa.; 4,5% gr. Pu.

Letzteres ist häufiger als sonst. Überraschend ist das nicht. Es hätten auch mehr geschrumpfte Samen auftreten können, denn die B · I mit den nicht voll ergrünungsfähigen *odorata*-Plastiden sind als Keimlinge sehr schwächlich, und es wäre nicht verwunderlich, wenn eine größere Anzahl von B · I-Embryonen früher oder später abgestorben wäre. Man hätte mehr erwarten können als tatsächlich gefunden wurden.

Die Kreuzungen mit Spätbestäubung setzten wieder schlechter an (Abb. 30).

Ka 1—10: 23,1—12,9, i.D. 17,4% gr. Sa.; 0,2% geschr. Sa.; 0,7% gr. Pu.
Ka 11—20: 11,9— 8,8, i.D. 11,5% gr. Sa.; 0,2% geschr. Sa.; 0,5% gr. Pu.

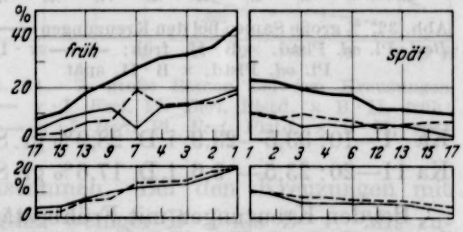


Abb. 31. v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × B · II. —— % große Samen; —— % v · B; ——— % I · B

Die ausgelegten Samen keimten auffallend gut, zuweilen zu 100%. Allerdings konnte die Keimung auch einmal auf 81,4% absinken. In der Abb. 31 sind die Kurven in der üblichen Weise gezeichnet. Nimmt bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung der Samenansatz zu, so haben wir entsprechend mehr B · v und B · I. Die Aufzucht aus Samen der Ka 7 fällt ganz heraus. Hier wurden nur 4,3% B · v, aber 19,3% B · I gezählt. Ordnet man nach steigenden Werten an, so sieht man, daß die B · I bei schlechterem Samenansatz weniger häufig sind als die B · v. Hernach ist es umgekehrt. Darin drückt sich das unterschiedliche Reifen der v- und I-Samenanlagen aus.

Bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung nehmen sowohl die B · v wie die B · I ab. Im allgemeinen sind die B · I häufiger, weil die I-Samenanlagen langsamer altern als die v-Samenanlagen. Allerdings sind in den Aufzuchten aus Samen der Ka 1 und 2 die B · v und B · I gleich häufig. Die Affinitäten sind:

früh: v—B = 16,2; I—B = 15,5; spät: v—B = 8,2; I—B = 9,7.

Obwohl die v · I × ha · ha- und v · I × hsc · hsc-Kreuzungen an den gleichen Tagen gemacht wurden, sinkt der Samenansatz bei den Kreuzungen mit B · II viel stärker ab als bei denjenigen mit ha · ha ♂ und hsc · hsc ♂. Auch die Reifungs- und Alterungskurven laufen anders. Wir stellen immer wieder fest, wie sehr es auf die verwendete Pollenschlauchsorte ankommt.

b) *Oe. odorata* (v · I) *Berteriana*-Plasma *odorata*-Plastiden. Die Vergleichskreuzungen sind leider nicht immer am gleichen Tag gemacht worden (s. Tabelle 1). Es sieht aber nicht so aus, als ob dies sich

irgendwie ausgewirkt hätte. Bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung wurden gezählt (Abb. 32):

Ka 1—10: 42,2—26,0, i. D. 32,7% gr. Sa.; 0,8% geschr. Sa.; 2,1% gr. Pu.
Ka 11—20: 24,7—11,1, i. D. 19,7% gr. Sa.; 0,8% geschr. Sa.; 2,2% gr. Pu.

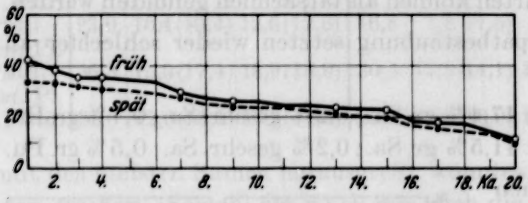


Abb. 32. % große Samen bei den Kreuzungen —— v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. × B · II, früh; ——— v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. × B · II, spät

Auffallenderweise setzten die Kreuzungen mit Spät-Bestäubung nur wenig schlechter an. Der Unterschied ist nicht so groß wie sonst. Nur bei den Kreuzungen mit ha · ha ♂ wurde entsprechendes gefunden. Die Werte sind:

Ka 1—10: 33,5—23,9, i. D. 28,9% gr. Sa.; 0,2% geschr. Sa.; 0,8% gr. Pu.
Ka 11—20: 23,5— 9,6, i. D. 17,6% gr. Sa.; 0,3% geschr. Sa.; 1,9% gr. Pu.

Bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung schwanken die Anteile der B · v und B · I in den einzelnen Aufzuchten sehr stark (Abb. 33). Zumeist überwiegen die B · v, besonders im mittleren Bereich. Bei besserem Samenansatz wird der Unterschied geringer. Deshalb ist die Affinität v—B = 17,5 nur wenig größer als die Affinität I—B = 15,8.

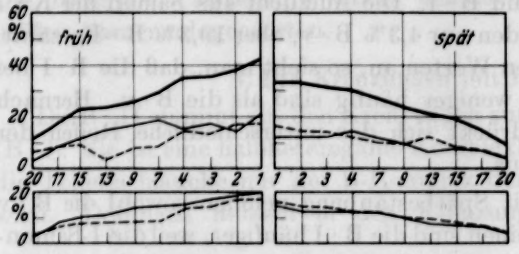


Abb. 33. v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. × B · II. —— % große Samen; —— % v · B; ——— % I · B

Bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung sind im allgemeinen die B · I etwas häufiger als die B · v. Die schneller reifenden v-Samenanlagen müssen auch schneller gealtert sein. Die hier ermittelten Affinitäten sind: v—B = 12,6, I—B = 15,2.

c) ***Oe. odorata*** **(v · I)** ***Berteriana*****-Plasma** ***Berteriana*****-Plastiden ♀.** Die Kreuzungen mit Frühbestäubung (16—17 Stunden nach der Kastration) waren am 28. 7 und 4. 8 gemacht worden. Die letzteren setzten schlechter an. Bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung waren es gerade die vom 4. 8, die besser ansetzten, obwohl hier erst 73 Stunden nach der Kastration bestäubt worden war. Wodurch das bedingt ist, kann nicht gesagt werden. Bei diesen Vergleichskreuzungen sind die Unterschiede im Samenansatz wieder größer. Das zeigen Abb. 34 und die Werte der Auszählungen.

früh:

Ka 1—10: 44,6—29,6, i.D. 36,4% gr. Sa.; 0,2% geschr. Sa.; 1,3% gr. Pu.
Ka 11—17: 28,1—16,5, i.D. 23,5% gr. Sa.; 0,3% geschr. Sa.; 1,8% gr. Pu.

spät:

Ka 1—10: 35,4—15,4, i.D. 22,2% gr. Sa.; 0,1% geschr. Sa.; 0,3% gr. Pu.
Ka 11—17: 13,9— 6,7, i.D. 10,2% gr. Sa.; 0,0% geschr. Sa.; 0,4% gr. Pu.

Die Samen der markierten Kapseln keimten auch sehr gut. Aus der Abb. 35 ist das Ergebnis der je 9 Aufzuchten zu entnehmen. Die Schwankungen bei den B · v und B · I sind auffallend gering, so daß die Kurven mit den fallenden Werten mit denen der Auszählungen fast übereinstimmen. Bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung sind es anfänglich weniger B · I als B · v. Mit zunehmendem Samenansatz ist es umgekehrt. Allerdings sind die Unterschiede gering. Die nicht wiedergegebenen Reifungskurven zeigen, daß fast bis zuletzt die I-Samenanlagen etwas langsamer das wahrscheinliche Optimum der chemotropischen Anziehung erreichen als die v-Samenanlagen. Die Affinitäten sind: v—B = 18,8, I—B = 19,5.

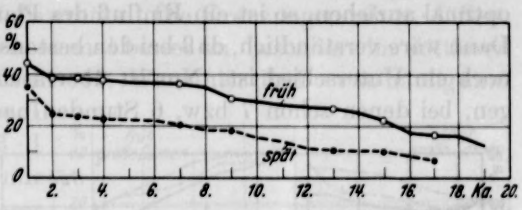


Abb. 34. % große Samen bei den Kreuzungen
——— v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. × B · II, früh;
– – – v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. × B · II, spät

Bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung sind die B · I durchweg häufiger als die B · v. Offensichtlich altern die I-Samenanlagen langsamer. Die Affinitäten sind: v—B = 9,9, I—B = 16,0. Letztere ist deshalb so hoch, weil in der Aufzucht aus Samen der Ka 1 22,1% B · I gezählt wurden, also soviel wie bei einer Kreuzung mit Frühbestäubung. Es ist kaum anzunehmen, daß bei Wiederholung der Versuche noch höhere Werte erhalten werden.

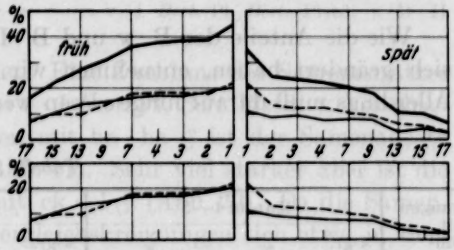


Abb. 35. v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. × B · II. ——— % große Samen; ——— % v · B; – – – % I · B

d) Vergleich der Kreuzungen mit den verschiedenen *Oe. odorata* ♀♀♀. Von den Kreuzungen mit Frühbestäubung haben diejenigen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. im allgemeinen am schlechtesten angesetzt (Abb. 36), etwas besser diejenigen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. Bei der ersten Kapsel mit 42,2% gr. Sa. sind es allerdings weniger als bei der Vergleichskapsel mit 43,5%. Bei schlechterem Samenansatz werden die Unterschiede

größer. Setzen wir die Durchschnittswerte für die großen Samen bei den Kreuzungen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. ♀ in den drei aus der Tabelle 9 ersichtlichen Bereichen jeweils = 100%, so erhalten wir für die Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. die Werte 102,9, 111,4 und 178,3%. Die Wirkung des *Berteriana*-Plasmas wird darin bestehen, daß die Samenanlagen der v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. schneller reifen. Haben die Samenanlagen den Zustand erreicht, da sie die B-Schläuche optimal anziehen, so ist ein Einfluß des Plasmas nicht mehr erkennbar. Dann wäre verständlich, daß bei den bestansetzenden Kreuzungen kaum noch ein Unterschied ist. Nur ist überraschend, daß bei den Kreuzungen, bei denen schon 7 bzw. 6 Stunden nach der Kastration bestäubt wurde, bei einigen Blüten die Samenanlagen sich bereits in dem optimalen Reifezustand befunden haben sollen. Es wäre gut gewesen, Vergleichskreuzungen mit mittlerer Bestäubungszeit zu machen, um zu sehen, ob die Samenansätze gleich bleiben oder erneut Unterschiede vorhanden sind.

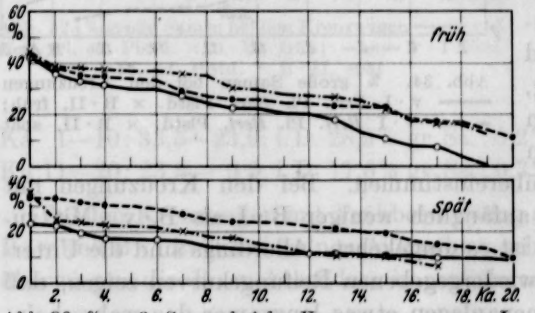


Abb. 36. % große Samen bei den Kreuzungen —— v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × B · II; — — — v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. × B · II; — · — · — v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. × B · II

Wie die Anteile der B · v und B · I in den verschiedenen Bereichen sich geändert haben, entnehmen wir der Tabelle 9 und der Abb. 37. Allerdings muß darauf hingewiesen werden, daß bei diesen Kreuzungen

Tabelle 9

Kreuzungen mit Frühbestäubung ♀	Kapsel 1—3			Kapsel 4—9			Kapsel 13—17		
	%-gr. Samen	% v · B	% I · B	%-gr. Samen	% v · B	% I · B	%-gr. Samen	% v · B	% I · B
v · I *od.* Pl. *od.* Plstd.	37,5	16,2 (16,2)	15,5 (17,3)	27,1	9,5 (11,4)	13,4 (11,6)	12,0	7,0 (5,1)	3,4 (3,4)
v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd.	38,6	17,5 (19,1)	15,8 (16,2)	30,2	16,9 (15,5)	10,3 (10,3)	21,4	11,4 (11,2)	6,9 (6,5)
v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.	40,6	18,8 (18,9)	19,5 (19,7)	34,8	16,2 (16,1)	16,8 (16,6)	21,9	10,7 (10,7)	9,1 (9,1)

die Differenz zwischen Prozent großer Samen einerseits und der Summe B · v + B · I andererseits größer ist. Sie beträgt z. B. für die ersten 3 Kreuzungen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. ♀ 37,5—31,7 = 5,8%. 4,5% entfallen auf die nicht gekeimten Samen, 0,2% waren abweichende,

nicht identifizierbare Pflanzen und 1,1% betrug der Ausfall. Ähnlich ist es auch bei den Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. Dadurch wird der Vergleich erschwert.

Die Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. setzten deshalb besser an, weil die B · v durchweg häufiger sind als bei den Kreuzungen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. Demgegenüber sind die B · I gleichhäufig (Ka 1—3) oder sie haben sogar abgenommen (4—9). Nur im letzten Bereich ist ihr Anteil gleichfalls erhöht. Die Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.♀ setzten noch einmal besser an, besonders im mittleren Bereich, nicht aber bei den Ka 13—17. Wenn hier die B · v so häufig sind wie in der Kreuzung mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd., die B · I aber um 2,2% häufiger, so nur deshalb, weil die Samen besser gekeimt haben. In den anderen Bereichen ist die Erhöhung des Samenansatzes hauptsächlich durch die Zunahme der B · I bedingt. Die B · v sind in den Vergleichs-Kreuzungen etwa gleich häufig. Es kommt demnach auf die genetische Konstitution der Eizellen an, ob und in welcher Weise das *Berteriana*-Plasma bzw. die *Berteriana*-Plastiden sich auswirken. Eine Zunahme des Samenansatzes gleich wie hier, haben wir auch bei v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. × hsc · hsc-Kreuzungen (Abb. 21). Bei denen mit ha · ha ♂ ist der Samenansatz nur wenig geringer oder gleich (Abb. 11). Sehr viel stärker aber ist die Abnahme bei den Kreuzungen mit ck · cl ♂ (Abb. 29). Da die Samenanlagen bei den verschiedenen Vergleichskreuzungen sich etwa in dem gleichen Reifezustand befunden haben dürften, ist damit gezeigt, daß es sehr darauf ankommt, welche ♂♂ wir verwenden. Das Reaktionsvermögen der Pollenschläuche ist in Abhängigkeit von deren genetischen Konstitution verschieden.

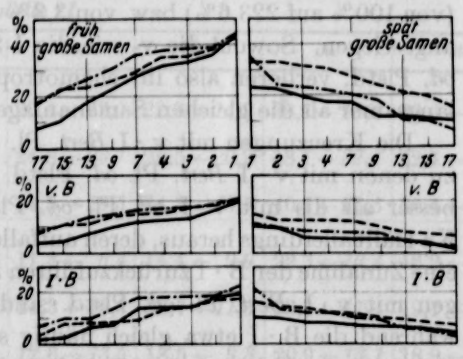


Abb. 37. % große Samen, % v · B und % I · B bei den Kreuzungen —— v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × B · II; – – – v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. × B · II; —·—·— v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. × B · II

Bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung haben diejenigen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd.♀ viel besser angesetzt als die mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd.♀ (Abb. 36). In den drei Bereichen der Tabelle 10 sind die Prozentsätze an großen Samen auf 151,6, 177,9 und 174,1% angestiegen.

Sowohl die B · v wie die B · I haben zugenommen, letztere in den drei Bereichen etwa um denselben Prozentsatz. Dagegen sind die Anteile der B · v im Bereich der Ka 1—3 von 8,2% auf 12,6%, d. h. von 100% auf 153,7% angestiegen, in den beiden anderen von 5,5% auf 12,3%

Tabelle 10

Kreuzungen mit Spätbestäubung ♀	Kapsel 1—3			Kapsel 4—12			Kapsel 13—17		
	%-gr. Samen	% v · B	% I · B	%-gr. Samen	% v · B	% I · B	%-gr. Samen	% v · B	% I · B
v · I *od.* Pl. *od.* Plstd.	21,7	8,2 (8,4)	9,7 (9,7)	15,4	5,5 (5,4)	6,7 (7,7)	10,8	3,3 (3,1)	6,6 (5,7)
v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd.	32,9	12,6 (13,4)	15,2 (15,2)	27,4	12,3 (11,5)	10,7 (11,6)	18,8	7,4 (7,4)	9,4 (8,5)
v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.	27,9	9,9 (9,9)	16,0 (16,1)	20,2	7,9 (7,9)	10,8 (10,7)	9,2	3,4 (3,1)	4,9 (4,9)

(von 100% auf 223,6%) bzw. von 3,3% auf 7,4% (von 100% auf 224,2%) angestiegen. Sowohl die v- wie die I-Samenanlagen der v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. verlieren also ihr chemotropisches Anziehungsvermögen viel langsamer als die gleichen Samenanlagen der v · I *od.* Pl. *od.* Plstd.

Die Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. setzten im Vergleich zu denen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. schlechter an, aber immer noch besser als die mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. (ausgenommen Ka 12—17). Ka 1 fällt allerdings heraus, deren auffallend hoher Samenansatz allein auf eine Zunahme der B · I zurückzuführen ist. Verglichen mit den Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. sind die B · v jetzt weniger häufig, während die B · I etwa gleich häufig sind und nur bei den Ka 13—17 abgenommen haben (von 9,4 auf 4,9%). Vergleicht man jedoch mit den Kreuzungen der v · I *od.* Pl. *od.* Plstd., so ist der Anteil an B · v sowohl bei den Ka 1—3 als auch den Ka 4—12 größer, bei den Ka 13—17 aber fast genau gleich. Auch der Prozentsatz an B · I ist bei den Ka 1—3 höher (hauptsächlich durch Ka 1 bedingt) und ebenfalls bei den Ka 4—12, während er im Bereich der Ka 13—17 niedriger ist. Demzufolge altern also die beiden Samenanlagensorten der v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. durchweg schneller als die der v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd., aber doch noch etwas langsamer als bei der v · I *od.* Pl. *od.* Plstd.

Vergleichen wir die hier besprochenen Kreuzungen mit Spätbestäubung mit denjenigen mit anderen ♂♂, so zeigt der Vergleich der Abb. 11, 21 u. 29, daß bei allen Kreuzungen mit der v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. der Samenansatz höher ist als in denjenigen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. Aber der Unterschied ist je nach den verwendeten ♂♂ verschieden groß. Im allgemeinen setzen die Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. wieder schlechter an. Nur bei den Kreuzungen mit ha · ha ist eine nochmalige Erhöhung des Samenansatzes festzustellen. Es kommt also sehr auf den ♂ Kreuzungspartner an.

5. Der Vergleich aller Kreuzungen

In den vorigen Abschnitten wurden die Kreuzungen der drei hinsichtlich des Plasmas und der Plastiden sich unterscheidenden Formen

der *Oe. odorata* (v · I) mit ha · ha, hsc · hsc, ck · cl und B · II ♂♂ besprochen. Dabei wurde jeweils der Einfluß des Plasmas bzw. der Plastiden auf den Samenansatz und zugleich die entsprechenden Änderungen der Affinitäten behandelt. Auch wurde bereits an verschiedenen Stellen darauf hingewiesen, wie sehr je nach der verwendeten Pollenschlauchsorte die Befunde verschieden ausfallen können. Darüber soll aber das eigentliche Ziel der Untersuchung nicht übersehen werden. Bei früheren Versuchen hatte sich nämlich ergeben, daß die gleichen Affinitäten aus den gleichen Kreuzungen, aber in verschiedenen Jahren hergestellt und

Tabelle 11

% gr. Sa ∅ Ka. 1—10 ♀ ♀ \ ♂		v	I	ha	hsc	ck	B
	v · I *od.* Pl. *od.* Plstd.	35,3 → *51,7*	53,0 → *57,7*	20,4 ← *12,0*	22,3 ← *14,9*	38,7 ← *18,6*	30,0 ← *17,4*
	v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd.	43,1 → *51,7*	47,5 → *55,1*	24,8 = *25,7*	28,5 ← *20,2*	48,1 ← *32,1*	32,7 ← *28,9*
	v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.	33,4 → *55,0*	46,5 → *54,4*	24,5 → *29,5*	34,3 ← *15,3*	40,1 ← *25,5*	36,4 ← *22,2*
v	*od.* Pl *od.* Plstd.	13,3 → *21,8*	24,5 → *26,9*	11,3 ← *6,4*	14,4 ← *9,9*	22,3 ← *10,4*	16,2 ← *8,4*
	Bert. Pl. *od.* Plstd.	17,3 → *21,3*	23,9 → *26,2*	14,3 ← *13,3*	18,7 ← *11,3*	23,3 ← *17,4*	19,1 ← *13,4*
	Bert. Pl. *Bert.* Plstd.	13,4 → *21,7*	24,4 → *26,1*	12,6 → *13,5*	18,5 ← *9,3*	20,9 ← *13,1*	18,9 ← *9,9*
	od. Pl. *od.* Plstd.	21,7 → *28,8*	30,4 = *30,9*	12,1 ← *10,7*	13,0 ← *8,7*	21,0 ← *12,6*	17,3 ← *9,7*
I	*Bert.* Pl. *od.* Plstd.	27,8 → *31,5*	23,2 → *28,7*	16,1 → *17,5*	15,8 ← *12,5*	24,7 ← *18,9*	16,2 ← *15,2*
	Bert. Pl. *Bert.* Plstd.	25,3 → *32,4*	24,9 → *29,6*	14,9 → *19,4*	18,9 ← *13,1*	23,2 ← *16,3*	19,7 ← *16,1*

aufgezogen, recht verschieden sein können. Dieser auffallende Befund mußte erklärt werden. Richter hat dann gezeigt, daß sogar die an verschiedenen Tagen des gleichen Sommers hergestellten Kreuzungen recht unterschiedlich ausfallen können. Es war auch denkbar, daß der Zeitpunkt der Bestäubung eine Rolle spielt. Um das zu prüfen, waren die hier besprochenen Kreuzungen mit Früh- und Spätbestäubung gemacht und aufgezogen worden. Wie die Samenansätze und damit auch die Affinitäten sich dadurch ändern können, zeigt die Tabelle 11.

In ihr sind auch die aus anderweitig besprochenen, ebenfalls 1954 aufgezogenen Kreuzungen mit Typ A (mit v-Pollen) und der Homozygote I · I ♂ erhaltenen Werte mit aufgenommen. Oben in der Tabelle sind für die verschiedenen Kreuzungen die Durchschnittswerte an großen Samen bei den Ka 1—10 angegeben, bei den Kreuzungen mit I · I der Prozentsatz befruchteter Samenanlagen. Jeweils kursiv gedruckt sind die aus den Kreuzungen mit Spätbestäubung erhaltenen Werte. Entsprechendes gilt auch für die aus der Tabelle 11 leicht ablesbaren Affini-

täten v—v und I—v, v—I und I—I usw. Hierfür sind die Durchschnitte der drei Höchstwerte verwendet, die bei den früheren Tabellen in Klammern stehen. Für die Affinitäten v—I und I—I wurden die Durchschnittswerte von 5 Aufzuchten genommen. Die Pfeile geben an, wo der höhere Wert des Samenansatzes, der höhere Affinitätswert steht. Dadurch kann leicht abgelesen werden, ob die Kreuzungen mit Frühbestäubung besser angesetzt haben, zugleich auch, wie die Affinitäten sich änderten. So haben beispielsweise die Kreuzungen v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. × ha · ha früh zu 24,5% angesetzt, die gleichen mit später Bestäubung aber zu 29,5%, also besser. Der Pfeil zeigt das an. Entsprechend ist die Affinität v—ha von 12,6 auf 13,5, besonders aber die Affinität I—ha von 14,9 auf 19,4 erhöht. Vergleichen wir die Samenansätze bei den Kreuzungen mit Früh- und Spätbestäubung, so sehen wir, daß diejenigen mit Typ A (v) ♂ und I · I ♂ bei Spätbestäubung durchweg besser angesetzt haben. Dementsprechend sind auch die Affinitäten v—v und I—v erhöht. Von dem Einfluß des Plasmas und der Plastiden soll zunächst abgesehen werden. Ganz anders ist es bei den Kreuzungen mit hsc · hsc (hsc-Pollen), ck · cl (ck-Pollen) und B · II (B-Pollen) ♂♂♂. Hier setzten durchweg die Kreuzungen mit Frühbestäubung besser an. Die hier erhaltenen Affinitäten sind höher.

Gewissermaßen in der Mitte stehen die Kreuzungen mit ha · ha ♂. Die Kreuzungen v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × ha · ha mit Frühbestäubung setzten besser an (20,4% gr. Sa.) als diejenigen mit Spätbestäubung (12,0% gr. Sa.). Die hierfür ermittelten Affinitäten v—ha = 11,3 und I—ha = 12,1 sind höher als diejenigen für die Kreuzungen mit Spätbestäubung: v—ha = 6,4, I—ha = 10,7. Hier haben wir also den gleichen Befund wie ganz allgemein bei den Kreuzungen, bei denen mit hsc-, ck- und B-Pollen bestäubt wurde.

Demgegenüber setzten die Kreuzungen v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. × ha · ha bei Spätbestäubung mit 29,5% großer Samen besser an als diejenigen bei Frühbestäubung mit 24,5% großer Samen. Die Affinität v—ha ist dabei nur geringfügig, nämlich von 12,6 auf 13,5, vor allem aber die Affinität I—ha von 14,9 auf 19,4 angestiegen. Entsprechendes hatten die Kreuzungen mit Typ A (v) und I · I ♂♂ ergeben.

Bei den Kreuzungen v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. × ha · ha setzten die Kreuzungen mit Früh- bzw. Spätbestäubung etwa gleich gut an. Die Unterschiede bei den Affinitäten v—ha bzw. I—ha sind gering. Die geringe Zunahme der Affinität v—ha von 13,3 auf 14,3 bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung wird durch die Abnahme bei den Affinitäten I—ha von 17,5 auf 16,1 kompensiert.

Sehen wir aber von den Kreuzungen mit ha · ha ♂ ab, bei denen offensichtlich das Plasma und die Plastiden einen Einfluß darauf haben, wie die Kreuzungen mit Frühbestäubung bzw. Spätbestäubung ansetzen

so ist der Unterschied bei den Kreuzungen mit Typ A (v) und I · I ♂♂ einerseits und denjenigen mit hsc · hsc, ck · cl und B · II ♂♂♂ sehr auffallend. Da in allen Kreuzungsgruppen die ♀♀♀ die gleichen sind, und darauf geachtet wurde, daß die Kreuzungen mit Früh- und Spätbestäubung möglichst zur gleichen Zeit gemacht wurden, ist dadurch wieder gezeigt, wie sehr es auf die Konstitution der befruchtenden Pollenschläuche ankommt.

Frühere Untersuchungen haben ergeben, daß die bezüglich der Eizelle (Embryosack) gleich konstituierten Samenanlagen durch die verschiedenen Pollenschläuche verschieden häufig befruchtet werden, weil diese, je nach ihrer genetischen Konstitution verschieden auf die von den Samenanlagen ausgeschiedenen chemotropisch wirksamen Stoffe reagieren. Das wurde auch bei diesen Untersuchungen wieder gefunden.

Tabelle 12. *Die aus den Kreuzungen mit Früh- und Spätbestäubung ermittelten Affinitäten*

v *od.* Pl. *od.* Plstd.	—ha (11,3)	—v (13,3)	—hsc (14,4)	—B (16,2)	—ck (22,3)	—I (24,5)	
	—ha (*6,4*)	—B (*8,4*)	—hsc (*9,9*)	—ck (*10,4*)	—v (*21,8*)	—I (*26,9*)	
v *Bert.* Pl. *od.* Plstd.	—ha (14,3)	—v (17,3)	—hsc (18,7)	—B (19,1)	—ck (23,3)	—I (23,9)	
	—hsc (*11,3*)	—ha (*13,3*)	—B (*13,4*)	—ck (*17,4*)	—v (*21,3*)	—I (*26,2*)	
v *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.	—ha (12,6)	—v (13,4)	—hsc (18,5)	—B (18,9)	—ck (20,9)	—I (24,4)	
	—hsc (*9,3*)	—B (*9,9*)	—ck (*13,1*)	—ha (*13,5*)	—v (*21,7*)	—I (*26,1*)	
I *od.* Pl. *od.* Plstd.	—ha (12,1)	—hsc (13,0)	—B (17,3)	—ck (21,0)	—v (21,7)	—I (30,4)	
	—hsc (*8,7*)	—B (*9,7*)	—ha (*10,7*)	—ck (*12,6*)	—v (*28,8*)	—I (*30,9*)	
I *Bert.* Pl. *od.* Plstd.	—hsc (15,8)	—ha (16,1)	—B (16,2)	—I (23,2)	—ck (24,7)	—v (27,8)	
	—hsc (*12,5*)	—B (*15,2*)	—ha (*17,5*)	—ck (*18,9*)	—I (*28,7*)	—v (*31,5*)	
I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.	—ha (14,9)	—hsc (18,9)	—B (19,7)	—ck (23,2)	—I (24,9)	—v (25,3)	
	—hsc (*13,1*)	—B (*16,1*)	—ck (*16,3*)	—ha (*19,4*)	—I (*29,6*)	—v (*32,4*)	

In der Tabelle 12 sind die Affinitäten v—ha, v—v, v—hsc usw. bzw. I—ha, I—hsc usw. nach steigenden Werten angeordnet eingetragen. Sofern sie aus Kreuzungen mit Spätbestäubung ermittelt wurden, sind sie kursiv gedruckt.

Die Affinitäten der v *od.* Pl. *od.* Plstd.-Samenanlagen zu den verschiedenen Pollenschläuchen — aus den Kreuzungen mit Frühbestäubung ermittelt — nehmen vom kleinsten Wert v—ha = 11,3 bis zu v—I = 24,5 ständig zu, und zwar in einer bestimmten Reihenfolge. Diese ist die gleiche, wenn v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. bzw. v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. als ♀♀ verwendet wurden. Allerdings sind die vergleichbaren Affinitäten infolge des Einflusses des Plasmas bzw. der Plastiden z. T. recht verschieden. Da bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung die verschiedenen Affinitäten je nach der verwendeten Pollenschlauchsorte erhöht bzw. erniedrigt werden, ändert sich die Reihenfolge, wobei auch ein Einfluß des Plasmas bzw. der Plastiden unverkennbar ist. In früheren

Abschnitten wurde ja dargelegt, wie die Samenanlagen gerade in Abhängigkeit davon recht verschieden altern.

Auch bei den Affinitäten der verschiedenen I-Samenanlagen zu den verschiedenen Pollenschläuchen finden wir grundsätzlich das gleiche. Hier ist übrigens die Reihenfolge der aus den Kreuzungen mit Frühbestäubung ermittelten Affinitäten je nach den verwendeten ♀ schon verschieden. Eine eingehende Besprechung erübrigt sich.

Abschließend soll an Hand der Abb. 38 und der Tabelle 12 besprochen werden, wie sich die Affinitäten in Abhängigkeit von dem Plasma

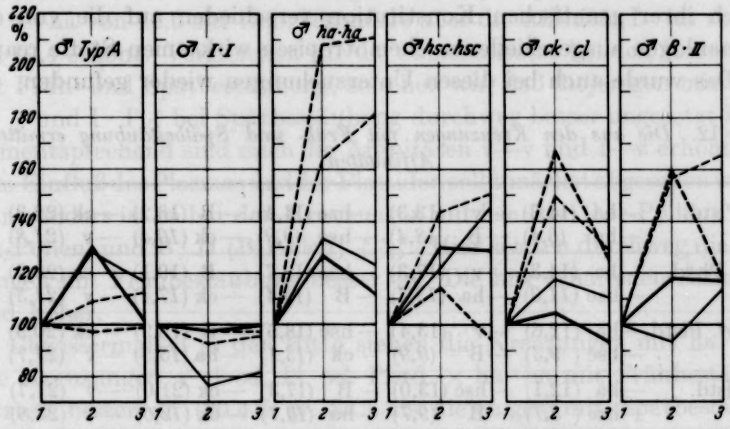


Abb. 38. Der Einfluß des Plasmas und der Plastiden auf die Affinität der v- und I-Samenanlagen zu den verschiedenen Pollenschläuchen. (Erläuterung im Text.) 1 = ♀ v · I *od.* Pl. *od.* Plstd.; 2 = ♀ v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd.; 3 = ♀ v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. v —— früh, – – – spät; I —— früh, – – – spät

und den Plastiden ändern können. Die jeweils aus den Kreuzungen der v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. ♀ bei Früh- und Spätbestäubung erhaltenen Affinitätswerte wurden = 100% gesetzt und darauf die vergleichbaren Affinitätswerte, die aus den Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. ♀ sowie mit der v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. ♀ sich ergeben, bezogen. Zugrunde gelegt wurden die Werte der Tabelle 11. So wurde z. B. aus den Kreuzungen v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × ha · ha (früh) die Affinität v—ha = 11,3 erhalten, aus denjenigen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. aber der Affinitätswert 14,3, der gegenüber dem anderen von 100% auf 126,5% angestiegen ist. Dieser Anstieg ist allein durch das *Berteriana*-Plasma bestimmt, denn beide ♀♀ haben ja *odorata*-Plastiden. Bei den Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. ist die Affinität v—ha = 12,6. Sie ist wieder geringer als zuvor, aber immer noch höher als bei den Kreuzungen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. Darauf bezogen, erhalten wir den Wert 111,5%.

Auf diese Weise wurden die Werte für die Kurven der Abb. 38 berechnet. Der Vorteil dieser Darstellung ist, daß Affinitätsunterschiede

ausgeschaltet sind und allein der Einfluß des Plasmas bzw. der Plastiden abgelesen werden kann.

Betrachten wir zunächst die Kreuzungen mit Frühbestäubung. Bei denjenigen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. ♀ mit den verschiedenen ♂♂ ziehen die v -Samenanlagen die verschiedenen Pollenschläuche, ausgenommen die I-Schläuche, besser an als die v-Samenanlagen der v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. Das *Berteriana*-Plasma erhöht demnach die Affinitäten v—v, v—ha usw. Aber je nach der verwendeten Pollenschlauchsorte ist die Zunahme unterschiedlich groß. Bei den Kreuzungen mit Typ A (v) ♂ und hsc · hsc ♂ ist sie am größten (Zunahme von 100% auf 130,1 nnd 129,9%), am geringsten bei den Kreuzungen mit ck · cl ♂ (104,5%). Bei den Kreuzungen mit I · I ist ganz im Gegensatz zu den anderen Befunden die Affinität v *Bert.* Pl. *od.* Plstd.—I geringer als die Affinität v *od.* Pl. *od.* Plstd.—I. Der Unterschied ist allerdings gering. Die genetisch verschieden konstituierten Pollenschläuche sprechen also ganz verschieden auf die durch das *Berteriana*-Plasma bedingte Änderung des chemotropischen Anziehungsvermögens der v-Samenanlagen an.

Bei den Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. ♀ nimmt im allgemeinen das chemotropische Anziehungsvermögen der v-Samenanlagen wieder ab. Nur angedeutet ist das in den Kreuzungen mit B · II und hsc · hsc, stärker ausgeprägt in denen mit ha · ha und Typ A (v). Die Affinität v *Bert* Pl. *Bert.* Plstd.—ha = 12,6 ist aber immer noch höher als die Affinität v *od.* Pl. *od.* Plstd.—ha = 11,3. Die v-Schläuche werden aber von diesen beiden Samenanlagensorten gleich gut angezogen. Die Wirkung der *Berteriana*-Plastiden ist in diesem Fall nur in der Abnahme gegenüber den Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. ♀ erkennbar. Bei den Kreuzungen mit ck · cl werden die ck-Schläuche von den v *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.-Samenanlagen am schlechtesten angezogen. Bei den Kreuzungen mit I · I ♂ ist die Affinität v *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.—I so groß wie v *od.* Pl. *od.* Plstd.—I. Die I-Schläuche eigneten sich also am schlechtesten zum Testen der durch das *Berteriana*-Plasma bzw. -Plastiden bedingten Änderungen des chemotropischen Anziehungsvermögens der v-Samenanlagen.

So ist es auch bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung, denen wir uns nunmehr zuwenden. Das *Berteriana*-Plasma erhöht wieder die Affinitäten v—ha, v—ck und v—B, und zwar in viel stärkerem Ausmaß als bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung. Bei den Kreuzungen mit hsc · hsc ziehen nur die v-Samenanlagen der v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd., und nicht die der v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. die hsc-Schläuche besser an als die v-Samenanlagen der v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. Aber auch das ist auffallenderweise nicht mehr der Fall bei den Kreuzungen mit Typ A ♂, die darin den Kreuzungen mit I · I gleichen. Die durch die *Berteriana*-Plastiden bedingte Erniedrigung der Affinitäten bei den

Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. ist bei den Kreuzungen mit ck · cl und B · II sehr deutlich erkennbar, ebenso bei denjenigen mit hsc · hsc ♂. In diesem Fall wird dadurch die Affinität v *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.—hsc etwas niedriger als die Affinität v *od.* Pl. *od.* Plstd.—hsc. Aber groß ist der Unterschied nicht. Bei den Kreuzungen mit ha · ha ist ein Einfluß der *Berteriana*-Plastiden nicht erkennbar, ebenso nicht bei denjenigen mit Typ A und I · I.

Für die I-Samenanlagen finden wir grundsätzlich das gleiche. Bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung ziehen die I-Samenanlagen der v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. die v-, hsc-, ha- und ck-Schläuche besser an als die I-Samenanlagen der v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. Bei den Kreuzungen mit I · I und B · II bewirkt aber das *Berteriana*-Plasma eine Erniedrigung der Affinitäten. In den Kreuzungen der v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. bewirken die *Berteriana*-Plastiden im Vergleich zu den Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. ♀ eine Erniedrigung der Affinitäten, wenn Typ A, ha · ha und ck · cl eingekreuzt wurden. Eine allerdings verschieden große Erhöhung finden wir bei den Kreuzungen mit I · I, hsc · hsc und B · II.

Auch bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung läßt sich der Einfluß des Plasmas und der Plastiden erkennen, zumeist sogar viel ausgesprochener. So bewirkt das *Berteriana*-Plasma eine Erhöhung der Affinitäten der I-Samenanlagen zu den v-, ha-, hsc-, ck- und B-Schläuchen. Letztere werden nunmehr von den I-Samenanlagen der v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. besser angezogen, als von denjenigen der v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. Bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung war dies nicht der Fall gewesen. Nur bei den Kreuzungen mit I · I nimmt die Affinität ab, wenn auch nicht so stark wie bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung. Eine je nach der verwendeten Pollenschlauchsorte verschieden große nochmalige Erhöhung der Affinitäten finden wir in den Kreuzungen der v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. mit Typ A, I · I (bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung hatte sie abgenommen), ha · ha, hsc · hsc und B · II. Nur bei den Kreuzungen mit ck · cl nimmt sie gleich wie in den Kreuzungen mit Frühbestäubung wieder ab. Ein Blick auf die Abb. 38 zeigt, daß die verschiedenen Pollenschläuche sich nicht gleich gut zum Nachweis des Einflusses von Plasma und Plastiden auf die Affinität zwischen Samenanlagen und Pollenschläuchen eignen. Aber offenbar ändert sich das chemotropische Anziehungsvermögen der v- und I-Samenanlagen bei den verschiedenen v · I nicht gleich stark. Wenn wir nun wissen, wie verschieden schnell die v- und I-Samenanlagen reifen und altern und daß darauf Plasma und Plastiden einen Einfluß haben, so verstehen wir eher die vielfältigen Befunde. Wenn dann noch Änderungen der Außenbedingungen von sicher großem Einfluß sind, so wird verständlich, daß es sehr schwer ist, Affinitäten eindeutig zu bestimmen oder den

Einfluß des Plasmas bzw. der Plastiden zu erfassen, ebenso aber auch, daß Kreuzungen aus verschiedenen Jahren unterschiedliche, ja sich widersprechende Befunde ergeben können.

Zusammenfassung

1. Drei Formen der *Oenothera odorata* (v · I), die sich im Plasma und in den Plastiden voneinander unterscheiden, wurden mit *Oe. argentinea* (ha), *Oe. scabra* (hsc), *Oe. campylocalyx* (ck) und der B · II (B) gekreuzt. Die Konstitution der Pollenkörner ist jeweils in Klammer beigefügt. Bestäubt wurde früh und möglichst spät.

2. Die Kreuzungen mit *Oe scabra*, *Oe. campylocalyx* und B · II setzten bei Spätbestäubung schlechter an als bei Frühbestäubung. (Bei den früher besprochenen Kreuzungen mit Typ A (v) und I · I ♂♂ war es gerade umgekehrt gewesen!) Die Kreuzungen mit der *Oe. argentinea* fallen verschieden aus, je nach dem Plasma bzw. den Plastiden der als ♀ verwendeten *Oe. odorata*.

3. Die Affinitäten der v- und I-Samenanlagen zu den verschiedenen Pollenschläuchen sind recht verschieden.

4. Unter dem Einfluß des Plasmas bzw. der Plastiden der ♀♀ ändern sich diese, bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung im allgemeinen stärker als bei denjenigen mit Frühbestäubung.

5. Nicht jede Pollenschlauchsorte eignet sich gleich gut zum Nachweis des Einflusses des Plasmas und der Plastiden auf die Affinitäten.

Literatur

Schwemmle, J.: Über Kreuzungen mit verschiedenen Formen der *Oenothera odorata* bei Früh- und Spätbestäubung./I. Planta (Berl.) **51**, 223—248 (1958). — Weitere Literaturangaben sind in dieser Arbeit zu finden.

Prof. Dr. J. Schwemmle,
Botanisches Institut der Universität, Erlangen, Schloßgarten 4

Planta, Bd. 51, S. 288—307 (1958)

Aus der Botanischen Staatssammlung München

ÜBER PARASITISCHE FLECHTEN. II*

Von

J. POELT

Mit 11 Textabbildungen

(Eingegangen am 31. Januar 1958)

In einer früheren Mitteilung (POELT u. DOPPELBAUR) konnte über einige Fälle von Schmarotzertum unter Flechten berichtet werden, die zwar bisher in der lichenologisch-systematischen Spezialliteratur Beachtung gefunden hatten, der Aufmerksamkeit der übrigen Biologen aber fast völlig entgangen waren. Im folgenden sollen einmal weitere Beispiele von besonderem Interesse analysiert werden; zum andern dürfte eine kurzgefaßte Übersicht über die bisher erkannten und taxonomisch festgelegten parasitierenden Flechten wünschenswert sein.

Im systematischen Schrifttum werden diese Formen mitunter als „Saprophyten" bezeichnet. Da nun alle diese Arten, gleichgültig ob spezialisiert oder nicht, die Wirte oder zumindest deren Pilzkomponenten abtöten, um sie dann auszunützen, kann dieser Begriff keine Verwendung finden.

Bei den anschließend aufgeführten Arten handelt es sich um obligate Schmarotzer; sie sind nach ihren Anpassungserscheinungen an das parasitische Leben geordnet.

Für die bereitwillige Übersendung von Vergleichsmaterial ist Verf. den Herren Dr. A. H. MAGNUSSON und Dr. P. STØRMER (Botaniske Museum, Oslo) zu Dank verpflichtet, für großzügige Unterstützung in der Geländearbeit Herrn G. CLAUZADE, für die wie immer selbstlose Herstellung der Photographien Herrn Studienrat H. DOPPELBAUR.

Caloplaca cf. inconnexa (Nyl.) Zahlbr.

auf *Acarospora sp.* und anderen Flechten; Provence: Saignon (Vaucluse), 7. 1957 leg. G. CLAUZADE et J. POELT. — Abb. 1 u. 6.

Diese mediterrane Art befällt unspezifisch eine ganze Anzahl sehr verschiedenartiger Krustenflechten auf Kalk. Der sehr virulente Parasit, dessen Schmarotzertum wie bei kaum einer anderen Art schon durch den äußeren Aspekt angedeutet wird, wächst in Form manchmal ausgedehnter, manchmal sehr kleiner, meist aufgelöster Lager, die aus warzig-körnigen bis schuppig-lappigen Gebilden von orangegelber Farbe bestehen, welche sich allen möglichen anderen Flechten gleichsam

* Herrn Prof. Dr. O. RENNER in Dankbarkeit zum 75. Geburtstag gewidmet.

anschmiegen, sowohl auf der Oberfläche wie an den Seitenwänden der Areolen. Optimales Wachstum und reiche Apothecienbildung — vegetative Vermehrung fehlt — tritt vor allem da ein, wo eine einigermaßen „rentable" Unterlage ausgebeutet werden kann. Sonst kümmert die Art.

Das mikroskopische Bild (Abb. 1) zeigt dementsprechend im Schnitt die (durch ihre gelbkörnigen Rindenablagerungen gut kenntlichen) mit Algen beinahe ausgefüllten Loben der *Caloplaca* dem Wirtsthallus an allen möglichen Stellen dicht aufliegend. An der Befallsstelle ist die Rinde des Wirtes mehr-minder zerstört und Hyphenpartien des Schmarotzers dringen in sein Inneres ein. Wo der Befall weit fortgeschritten ist, sind die Wirtsareolen ganz oder zumindest teilweise abgestorben. *Caloplaca inconnexa* ist eine der wenigen Formen, die den Wirt direkt von oben her durch die Rinde aufzuschließen versteht. Sie befällt oft Arten, die um ein Vielfaches größer und dicker sind als sie selber.

Abb. 1. *Caloplaca cf. inconnexa:* Schnitt durch eine befallene Areole von *Acarospora sp.* von etwa 2 mm natürlicher Länge. Die durch ihre körnige Rinde auffallenden Loben der *Caloplaca* sitzen sowohl auf der Oberfläche wie auf einem Apothecium wie links an der seitlichen Begrenzung der Areole. Unterhalb der Algengruppen von Ablagerungen dichterfüllte Gewebe

Buellia sp. auf *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC.

Provence: Fourjon, Gignac (Vaucluse), 7. 1957 leg. G. Clauzade et J. Poelt.

Die ziemlich kleinlagerige, dunkelgraue *Buellia* besetzt zwischen den Areolen der Landkartenflechte Zwischenräume, die dem ganzen Bild nach nicht ursprünglich vorhanden sein können, sondern aktiv herausgelöst sein müssen. Der Befall des Wirts geschieht offensichtlich seitlich durch die Areolenwände. Das Wirtsgewebe wird dabei zunächst gebräunt, doch läßt sich nicht entscheiden, ob dies durch den direkten Einfluß des Parasiten oder als Abwehrmaßnahme des Wirtes zustande kommt. Im Bereich des Hymeniums des befallenen *Rhizocarpon* konnte eine aufschlußreiche Bildung beobachtet werden. An der Stelle, wo sich das rundliche, wenig differenzierte Parasitenlager dem Wirtsapothecium zunächst anlagert, entsteht offensichtlich durch Verschleimung des Hymenialgewebes ein sich wie dieses mit Jod bläuender Pfropfen, der dem Parasiten entgegengeschoben wird. In Tausenden von Apothecienschnitten nichtbefallener Flechten ist Verf. nichts Ähnliches begegnet.

Toninia kolax Poelt

auf *Pterygium filiforme (Garov.) A. L. Sm.:* Alpspitze bei Nesselwang, Allgäuer Alpen. — Typus! — Abb. 2 u. 7.

Pterygium filiforme ist eine allgemein seltene und besonders in den Nordalpen nur wenige Male gefundene Flechte mit langen schmalen, sich schmal zerteilenden Loben von durchwegs plectenchymatischem Bau. Die Algen werden zur Blaualgengattung *Rivularia* gestellt (vgl. GYELNIK 25). Apothecien sind allgemein selten und fehlen am behandelten Exemplar. Die parasitische *Toninia* sitzt den Loben des *Pterygium* meist in Gruppen mehrerer Areolen auf, welche sich mehr und mehr verbreitern und schließlich die Wirtspflanze fast bedecken; sie entwickelt reichlich Apothecien, fällt aber nach dem Absterben der Unterlage mit dieser zusammen ab.

Abb. 2. *Toninia kolax* auf *Pterygium filiforme:* Schnitt durch eine größtenteils abgetötete (weiß) Lobe des Wirtes mit aufsitzenden jungen Thalli und Apothecien des Parasiten; etwa 2 mm natürlicher Länge. Die noch lebenden (schraffierten) Wirtsgewebe schwärzlich umrandet

Im Schnitt (Abb. 2) durch einen von bereits ziemlich stark entwikkelter *Toninia* befallenen Wirtsthallus lassen sich vereinzelte noch lebende Partien erkennen, die sich durch geschwärzte Zonen deutlich von den abgetöteten, entfärbten Teilen unterscheiden. An einem direkten Einfluß des Parasiten kann kein Zweifel bestehen: Man sieht von dessen Areolen deutlich Hyphen in den Wirtsthallus verlaufen. Das Abtöten des Wirts scheint aber im großen und ganzen nicht von oben her vor sich zu gehen. Offensichtlich wird von einer Einbruchsstelle her das Mark sehr rasch durchsetzt und dann die Algenschicht, in deren Bereich die hauptsächlichen Lebensprozesse ablaufen, von unten her abgetötet und ausgezehrt. Die randlichen Verfärbungen der noch lebenden Teile des Wirts kann man eventuell als Abwehrreaktion des Wirtes deuten; sie verlieren sich am abgetöteten Gewebe sehr rasch. Der Parasit enthält in den aufliegenden Areolen sehr reichlich grüne Algen, die keinerlei Schädigungen oder Reduktionserscheinungen erkennen lassen.

Rhizocarpon pusillum Runem.

auf *Lecanora (Aspicilia) candida*-Gruppe sp.: Montagne de Chaillol über dem Col du Lautaret (Hautes Alpes), auf Kalkschiefer, $\pm$ 2400 m, leg. G. CLAUZADE et J. POELT. — Abb. 3 u. 6.

Der Wirt überzieht das Substrat in Form ausgedehnter, areolierter, grau- bis bläulichweißer Lager; seine zahlreichen, schwärzlichen und etwas bereiften Apothecien sind in die Areolen eingesenkt. Der Parasit wiederum besiedelt den Wirt mit kleinen gelben Lagern, wobei die

Areolierung seiner Thalli genau diejenige des Wirtes widerspiegelt. Von einem Überwachsen wie bei epiphytischen Parasiten oder konkurrierenden Flechten kann nichts bemerkt werden. Es kann sich also, schon nach dem äußeren Bild zu urteilen, nur um einen Ersatz der einen Flechte durch die andere *in situ* handeln, eine Annahme, die durch die mikroskopische Analyse ihre Bestätigung findet. Schneidet man Areolen, die teilweise weiß, teilweise gelb gefärbt sind, von denen man also annehmen möchte, daß sich in ihrem Innern gewissermaßen die Kampffront der beiden Gegner befände, so bietet sich ein überraschendes Bild (Abb. 3). Diese Areolen sind bereits völlig vom Schmarotzer in Besitz genommen und zum eigenen, aus eigenen Hyphen aufgebauten Thallus „umgewandelt". Da aber die Rinde des Parasiten mit den kennzeichnenden gelben Ablagerungen unterhalb der Algenzone des Wirtes angelegt wird, bleibt zunächst noch eine Bedekkung des neuen Thallus mit den Resten des Wirtslagers (Rinde und Algenzone, beides abgetötet und kollabiert) und damit der äußere Eindruck, es handle sich noch um den Wirt. Gleiches gilt auch noch für die anstoßenden, ganz weißen Areolen. Es fällt hier überhaupt schwer, die eigentliche Front zwischen den beiden Flechten zu finden. Offensichtlich wird eine Areole, in die der Schmarotzer einmal eingedrungen ist, sehr bald völlig durchzogen und umgebaut. Von der genannten Probe wurden zahlreiche Areolen durchgemustert, die alle bereits vollständig vom Parasiten in Beschlag genommen waren. Auf jeden Fall ergibt sich hier das erste Mal ein sicherer Beweis dafür, daß ein Flechtenthallus auch in einen bereits bestehenden eingebaut werden kann. Das voll ausgebildete Lager zeigt die gleiche Struktur wie die Thalli verwandter, autotropher Arten; es geht also tatsächlich eine völlige „Umwandlung" vor sich.

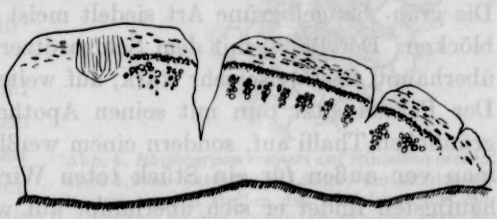


Abb. 3. *Rhizocarpon pusillum* auf *Lecanora (Asp.) cf. candida:* Schnitt durch eine etwa 1,5 mm lange Areole des Wirtes mit eingebautem Schmarotzerlager. Die gekörnelte Zone stellt dessen Rinde dar, darunter seine Algengruppen, darüber abgetötete, kollabierte Lagerteile des Wirts mit toten Algenhüllen

Rhizocarpon pusillum bietet außerdem ein weiteres Problem im Zusammenhang mit dem obligaten Schmarotzertum. Der Autor, Runemark, gibt die Art — mit einer Ausnahme — nur für *Sporastatia testudinea (Ach.) Mass.* an, einer in den Hochalpen häufigen Silikatflechte. G. Clauzade u. Verf. fanden sie dagegen in der Umgebung des Col du Lautaret in den Westalpen nur auf *Aspicilia*-Arten und auch hier in etwas verschiedenem Habitus auf verschiedenen Species dieser artenreichen Gruppe. Nachdem auch die Sporen durch die nicht seltene

Zerteilung in 4 Zellen statt nur in 2 etwas abweichen, wird man hier evtl. die Herausbildung von spezifischen Rassen wie bei parasitischen Pilzen annehmen, was freilich noch an einem größeren Material gesichert werden sollte.

Caloplaca epithallina Lynge

auf *Lecanora melanophthalma* Ram.: Schräge Felsflächen der Montagne de Chaillol über dem Col du Lautaret, ± 2300 m, leg. G. Clauzade et J. Poelt.

Lecanora melanophthalma ist eine Flechte, die morphologisch am Übergang vom Krustentypus zur Nabelflechte steht, ist also in der Mitte mit einem Nabel an der Unterlage angeheftet, an den Rändern aber frei. Die grau- bis gelbgrüne Art siedelt meist in großen Mengen an Vogelblöcken. Der Befall mit dem Schmarotzer ist, wie häufig bei Parasiten überhaupt, fleckweise sehr stark, auf weite Strecken wieder gleich null. Der Parasit sitzt nun mit seinen Apothecien selten unmittelbar den grünlichen Thalli auf, sondern einem weißlichen, runzligen Gebilde, das man von außen für ein Stück toten Wirtslagers halten möchte. Am häufigsten findet er sich überhaupt auf weißlichen, völlig tot erscheinenden, kollabierten Thalli, die mit den Wirtspflanzen keinerlei Ähnlichkeit mehr erkennen lassen. An der Identität besteht aber kein Zweifel; die toten Thalli vergrößern sich bei Anfeuchtung beträchtlich und geben dabei ihre ursprüngliche Struktur zu erkennen.

Im Schnitt offenbart sich folgendes: Der größte Teil der Gewebe des Wirtslagers ist abgestorben und wird vom Parasiten durchzogen. Im Innern, bedeckt durch eine sehr dicke Epinekralschicht, welche die weißliche Färbung bedingt, finden sich aber, zerstreut bis ziemlich gedrängt, große, von Algen dicht bevölkerte Partien, die sich teilweise durch eine Art Rinde nach außen abzugrenzen suchen (verfärbte, aneinandergereihte Hyphenenden). Hier wird also wohl ein eigener Thallus aufgebaut, aber nicht mehr die straffe Struktur eines normalen Lagers (ausgezeichnet durch eine dicke, zellige Rinde, abgegrenzte Algenschicht, deutliches Mark usw.) erreicht. Gelegentlich hat man sogar den Eindruck, als wären die Algenpartien Reste des Wirtes, die in den Parasitenthallus übernommen werden. Beweisen läßt sich diese Annahme allerdings in diesem Falle nicht.

Rhizocarpon renneri Poelt nov. spec. (vgl. unten!)

Abb. 4 und 5

Die Wirtsflechte *Rinodina oreina* kommt in Form weitausgedehnter, randlich gelappter, sonst krustigareolierter, gelbgrüner Lager an Steilflächen silikatischen Gesteins, besonders gern an Vogelfelsen vor. Der Parasit sitzt in jeweils kleinen Gruppen von Areolen, die in ihrem Umriß wieder den Wirtsareolen entsprechen, der *Rinodina* auf. Gegen die Ränder des Schmarotzers verfärben sich die gelben, flachen Wirtsareolen

mehr und mehr nach grau, wobei sie zunächst kaum merkbar kollabieren und runzlig werden. Gegen das Zentrum des Schmarotzers nehmen sie jedoch an „Turgeszenz" wieder zu und wachsen schließlich zu hochkonvexen Gebilden aus, an denen sich vereinzelt die konvexen, unberandeten, schwarzen Apothecien entwikkeln, die den Areolen locker aufsitzen (während die Früchte des Wirtes in das Lager eingesenkt sind).

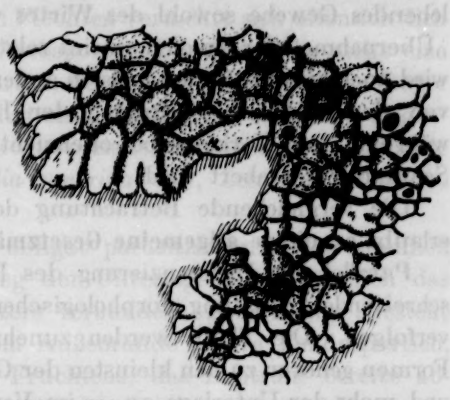


Abb. 4. *Rhizocarpon renneri* auf *Rinodina oreina*, etwa 1,2 cm natürlicher Länge; die nichtpunktierten Areolen stellen das Wirtslager mit eingesenkten (rechts oben) Apothecien dar; die punktierten Areolen sind bereits vom Parasiten in Besitz genommen, dessen Apothecien als runde, schwarze Gebilde hervortreten

Im mikroskopischen Bild findet das umrissene Verhalten seine Erklärung. Der Parasit befällt den Wirt offensichtlich wieder von der Seite her mit Einzelhyphen oder Hyphengruppen, Areole nach Areole, und baut dann in den Wirtsthallus seinen eigenen ein, und zwar fast oberflächengleich. Die für die gelbliche Färbung des Wirts verantwortliche Masse kleiner, gelblicher Körner in der Rinde wird aufgelöst, der obere Teil der Rinde verschleimt, in den unteren werden Hyphen eingeschoben, deren sich dicht aneinanderlegende Enden sich grau verfärben, wovon die Thallusfarbe herrührt. Der Wirt besitzt eine stark entwickelte Algenschicht, die in sackartigen Vorwölbungen bis fast an das Substrat hinunterreicht. Die oberste Zone dieser Schicht läuft — soweit beobachtet — ununterbrochen in die ganz vom Parasiten in Besitz genommenen Areolenteile hinüber, während die in der Masse überwiegenden unteren Teile offensichtlich abgetötet werden; die Mengen leerer Hüllen lassen sich wieder leicht nachweisen. Es hat also hier den Anschein,

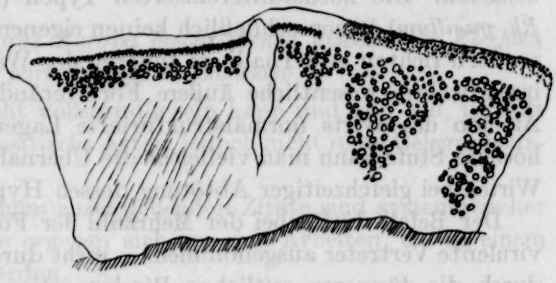


Abb. 5. Vgl. Abb. 4, Schnitt durch eine um 1 mm lange Areole. Rechts normaler *Rinodina*-Thallus mit den kennzeichnenden körnigen Rindenablagerungen und tief in das Mark vorstoßenden Algenmassen; nach links Übergang zum Parasitenlager, ausgezeichnet durch die Berindung mit grauen, dicht aneinanderschließenden Hyphenenden. Der obere Teil der Algenzone läuft ohne Unterbrechung vom Wirt zum Schmarotzer hinüber, von den unteren Teilen finden sich im Bereiche des *Rhizocarpon* nur noch große Mengen toter Algenhüllen (schraffiert)

als ob die Algen des Wirts mindestens teilweise vom Schmarotzer übernommen würden. Leider sind nur relativ wenige Areolen zu finden, die lebendes Gewebe sowohl des Wirtes wie des Parasiten enthalten; die „Übernahme" der Areolen scheint relativ schnell vor sich zu gehen. Man wird auch hier wie in den meisten anderen Fällen annehmen können, daß von der seitlichen Berindung der Hauptwiderstand ausgeübt wird, während das Markgewebe offensichtlich ohne Schwierigkeiten vom Schmarotzer erobert wird.

Die vergleichende Betrachtung der vielen parasitischen Flechten erlaubt es, einige **allgemeine Gesetzmäßigkeiten** zu erkennen.

Parallel zur Differenzierung des Parasitismus läßt sich eine fortschreitende Anpassung morphologischer und anatomischer Eigenschaften verfolgen. Die Thalli werden zunehmend kleiner; die parasitischen Formen gehören zu den kleinsten der Gattung. Sie schmiegen sich mehr und mehr der Unterlage an — im Vergleich etwa zu voll autotrophen Verwandten, die andere Flechten überwachsen. Dabei entwickeln sich assimilierende Thallusteile meist nur dort, wo geeignetes Wirtssubstrat in größerer Menge zur Verfügung steht. Von den hoch entwickelten Formen läßt sich, wie bereits in der früheren Mitteilung ausgeführt, ohne weiteres eine Brücke zu den sog. Flechtenparasiten schlagen, die mit dem Verlust der Algen voll zu endoparasitischen Heterotrophen geworden sind. Auf der anderen Seite stehen die vielleicht höher spezialisierten Formen, die mindestens ein reduziertes, aber mit Algen begabtes Lager behalten. Die höchstdifferenzierten Typen (vgl. *Rhizocarpon renneri*, *Rh. pusillum*) bauen schließlich keinen eigenen freien Thallus mehr auf, sondern richten ihre Thalli im Inneren der Wirtsareolen ein; d. h. ohne irgendwelche wesentliche äußere Formveränderungen werden aus den Areolen des Wirts normalstrukturierte Lagerteile des Parasiten. Als höchste Stufe kann man vielleicht die Übernahme von Algenpartien des Wirtes bei gleichzeitiger Abtötung dessen Hyphengewebes auffassen.

Der Befall dürfte bei der Mehrzahl der Formen — nur wenige sehr virulente Vertreter ausgenommen — nicht durch die Oberrinde, sondern durch die dünneren seitlichen Rindenpartien bzw. Risse und Spalten vor sich gehen. Wenn es dem Schmarotzer einmal gelungen ist, in die Wirtsareole einzudringen, erliegt sie ihm sehr bald. Es bleibt allerdings schwierig, wenn nicht unmöglich, mit den derzeitigen Mitteln das Verhalten der einzelnen Hyphen und Hyphengruppen zu verfolgen.

Primitive, virulente Schmarotzer töten den Wirtsthallus auf größere Flächen ab, fortgeschrittene zeigen nur eine schmale tote Zone zwischen assimilierenden eigenen und Wirtsgeweben.

Auf die biologische Spezialisierung wurde schon in der ersten Mitteilung hingewiesen. Es kann sich dabei um eine Auswahl bestimmter Arten, bestimmter Artengruppen oder Gattungen, oder auch um eine

Spezialisierung auf bestimmte Arten in recht verschiedenen Genera handeln (vgl. etwa *Caloplaca epithallina*).

Die Mehrzahl der parasitischen Flechten vermehrt sich offensichtlich durch reichliche Produktion von Ascosporen. Ihr gegenüber steht eine Gruppe von selten fruchtenden Arten, deren wenig differenzierte Lager kleiig-isidiös bis sorediös strukturiert sind. Es handelt sich dabei augenscheinlich um rasch wachsende, nicht spezialisierte, aber recht virulente Arten *(Catillaria intrusa, Bacidia umbrina var., Lecanora intrudens, Lecidea furvella)*.

Im allgemeinen dürften die obligat parasitischen Arten ziemlich kurzlebig sein. Mit der Abtötung der Unterlage ist gewöhnlich das baldige Absterben des Schmarotzers verbunden. Sehr häufig entsteht das Bild ringförmigen Befalls: am Außenrande aktive Thalluspartien, anschließend eine Zone reichen Fruchtens, das Zentrum bereits abgestorben und vielfach ausgebrochen.

Unklar bleibt die Methode des Parasitierens von seiten der Schmarotzerhyphen, das später geklärt werden sollte. Im Schnitt sind die Hyphen von Wirt und Schmarotzer nur in den seltensten Fällen zu unterscheiden. Die Jodfärbung, die gelegentlich Hilfe verspricht, versagt im allgemeinen bei jungen Hyphen, wo sie also von entscheidendem Interesse wäre. In manchen Fällen bräunt sich das angegriffene Wirtsgewebe stark. Die Bräunung verschwindet z. B. beim oben geschilderten Fall der *Toninia kolax* nach der völligen Abtötung wieder.

Übersicht über die bisher aus Europa beschriebenen discocarpen Flechten mit parasitischer Lebensweise

Die Übersicht, die nicht vollständig sein kann und sein will, umfaßt obligat wie fakultativ parasitische Arten, jedoch nicht reine Gelegenheitsschmarotzer.

Die sich an die Artnamen anschließenden Zitate sind systematischer Art; biologische Hinweise ergeben sich aus den Arbeiten, die in einem eigenen Absatz zitiert werden.

***Acarospora aeginaica* H. Magn.** in Göteb. K. Vetensk. Vitterh. Samh. Handl. Sjätte Följ., Ser. B **6**, 17, 19 (1956).

Die von der Insel Aegina (Griechenland) beschriebene Form dürfte ein obligater Parasit sein. Die Lagerschuppen sind im Verhältnis zu den großen Apothecien recht klein und setzen sich direkt an oder auf den Areolen des Wirtes — einer *Aspicilia*-Art — fest, welche sie überwachsen und zerstören.

***Acarospora heufleriana* Kbr.** — Magnusson in Rabenh. Kryptog.flora **9**, Abt. 5, 1, 124.

Die Species kommt auf offenen Stirn- und Schrägflächen von Silikaten an sehr heißen Standorten vor (nicht in Überhängen, wie loc. cit. vermutet) und dürfte in der Mehrzahl der Fälle autotroph leben, doch legt ein häufiges Auftreten jugendlicher, aus wenigen Areolen bestehender Pflanzen auf *Lecanora (Plac.) valesiaca*

(Müll. Arg.) Stzbgr. hier den Verdacht eines möglichen jugendlichen Parasitismus nahe. — Verbreitung: Mittelmeergebiet, Vintschgau (Südtirol).

***Acarospora hospitans* H. Magn.** MAGNUSSON in K. Sv. Vetensk. Akad. Handl. **7**, 4, 219 (1929) et in Rabenh. Kryptog.flora **9**, Abt. 5, 1, 195.

Die Art von etwa boreal-alpiner Gesamtverbreitung wächst auf silikatischem oder schwach kalkhaltigem Gestein „regelmäßig andere Flechten angreifend und zerstörend" (MAGNUSSON loc. cit. sec. 197). Recht häufig scheint sie in den Hochalpen zu sein, wo sie vor allem auf verschiedenen *Aspicilia*-Arten gefunden wurde. Auf einer Art der Verwandtschaft von *Lecanora (Asp.) mastrucata* (Wg.) Ach. wurde sie in der Umgebung des Col du Lautaret in den Westalpen zusammen mit *Lecidea tesselata* und *Rhizocarpon pusillum* parasitierend gesammelt.

Der Parasitismus scheint bei der Art obligat zu sein. Die Art des Wachstums ähnelt dem der anderen schmarotzenden *Acarospora*-Arten: Festsetzen erster Thallusanfänge in Rissen oder zwischen den Areolen des Wirtsthallus und von hier aus langsames Verdrängen der Wirtsareolen durch Abtöten und schiefseitliches Überwachsen.

***Acarospora hostilis* Magn.** in Bot. Not. (Lund) **109**, 143 (1956).

Die Mehrzahl der Areolen des Urstücks (Tonale-Paß im Adamello-Gebiet [Südalpen]) sitzt über fremden Thalli bzw. Prothalli. Eine gewisse Fähigkeit zum Parasitieren dürfte bestehen.

***Acarospora insignis* (Th. Fr.) Magn.;** MAGNUSSON in Rabenh. Kryptog.flora **9**, Abt. 5, 1, 253.

„Lagerschuppen auf dem Lager einer anderen Krustenflechte zerstreut und schließlich sie zerstörend"; „auf *Lecanora cf. cinerea* an schwach kalkhaltigem Gestein im nördlichen Schweden (Härjedalen); später auch aus Ostgrönland von LYNGE heimgebracht."

***Acarospora insolata* Magn.;** MAGNUSSON in K. Sv. Vetensk. Akad. Handl. **7**, 4, 218 (1929) et in Rabenh. Kryptog.flora **9**, Abt. 5, 1, 198.

„Wie diese [*A. hospitans*] und mehrere andere Arten lebt *A. insolata* saprophytisch auf anderen Krustenflechten. Bei dem reichlichen Vorkommen an der schwedischen Westküste kann man alle Stadien studieren, von den anfänglichen, kleinen Felderchen mitten in einer Krustenflechte bis zu ziemlich großen zusammenhängenden Flecken, wo die Überreste der getöteten Individuen nur mit Mühe angetroffen werden können. Man findet immer eine dünne schwarze Randzone zwischen den Felderchen von *insolata* und der angegriffenen Flechte" (MAGNUSSON loc. cit. sec. 200). — Verbreitung der Art: Nord- und Mitteleuropa.

***Acarospora microcarpa* (Nyl.) Wedd.;** MAGNUSSON in Rabenh. Kryptog.-flora **9**, Abt. 5, 1, 127.

„Auf granitischem Gestein, meistens *Diploschistes actinostomus* angreifend." Die Flechte ist aus dem mediterranen Frankreich wie aus Griechenland bekannt (Insel Aegina, Felsgruppe bei Monastiri, 4. 1954 leg. J. POELT, det. H. MAGNUSSON). Auch der griechische Fund läßt die angegebene enge Bindung an die Diploschistes-Art erkennen. Da gelegentlich Lager auch auf flechtenfreiem Substrat zu beobachten sind — wobei allerdings kaum festgestellt werden kann, ob der Schmarotzer nicht einen etwaigen Wirt bereits überwachsen hat —, wird man hier unter Berücksichtigung der engen Bindung vielleicht von nicht obligatem, jugendlichem, aber spezifischem Parasitismus sprechen können.

***Acarospora schleicheri* (Ach.) Mass.;** MAGNUSSON in Rabenh. Kryptog.-flora **9**, Abt. 5, 1, 125.

Die weitverbreitete Wüstensteppenflechte wächst auf meist mehr oder weniger kalkhaltiger Erde, gerne auf rotem Lehm. Vielfach können Jugendstadien auf *Diploschistes albescens* Lett. beobachtet werden, die aller Wahrscheinlichkeit nach parasitieren. Ältere Stadien leben aber auf jeden Fall autotroph.

***Acarospora tominiana* H. Magn.** in K. Sv. Vetensk. Akad. Handl. **7**, 4, 216 (1929).

„Upon *Lecanora calcarea* on calcareous rock." Bekannt vom Baskuntschak-See bei Astrachan, verwandt zu *A. hospitans*.

***Bacidia flavovirescens* (Dicks.) Anzi** Zahlbr. Cat. Lich. Un. **4**, 194.

Lettau in Fedde Rep. sp. nov. **54**, 82 (1944): „Meistens protroph auf *Baeomyces rufus* Rebent., wahrscheinlich manchmal auch auf Lagerschuppen kleinerer Cladonien, biologisch offenbar sich ähnlich verhaltend wie z. B. *Diploschistes bryophilus*."

***Bacidia syntrophica* (Vain.) H. Magn.** in Ark. Bot. **2**, 2, 145 (1952).

Dürfte nach Magnusson loc. cit. ein Parasit sein; bisher nur vom Kaukasus und aus Lappland bekannt.

***Bacidia umbrina* (Ach.) Bausch;** Zahlbr. Cat. Lich. Un. **4**, 254.

Mindestens manche Sippen der formenreichen Art verhalten sich parasitisch ohne deutliche Bindung an ein bestimmtes Substrat. Der Formenkreis erfordert eine eingehende Klärung.

***Buellia aethalea* (Ach.) Th. Fr.;** Zahlbr. Cat. Lich. Un. **7**, 331.

Nach Malme [Bot. Not. (Lund) **1892**, 125] dürfte auch diese Flechte bzw. eine ihrer vielen Formen parasitisch leben.

***„Buellia rimulicola* Müll. Arg."** ap. Steiner in Sitzgs.ber. ksl. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Abt. 1 **107**, 58 (1898), *vix B. rimulicola* Müll. Arg. Flora (Jena) **55**, 500 (1872).

„Thallus formatur hyphis fuscis, raro torulosis, quae superficiem thalli alieni (Lecan. albomarginatae et crassae) incolunt et rarius hic inde squamulas parvas, ad 0,36 mm lt. et 0,8 mm cr. procreant." Wie die übrigen entsprechenden *Buellia*-Arten nur durch eine eingehende Bearbeitung des ganzen Formenkreises zu klären. Die Steinersche Pflanze stammt von Argos, leg. Hartl.

***Buellia saxatilis* (Schaer.) Kbr f. insularis Arn.** Verh. zool. bot. Ges. Wien **46**, 119 (1896); *Karschia sax. f. ins.* (Arn.) Magnus ap. DT. et S. Flora von Tirol **3**, 355 (1905), *vix Karschia sordidae* Stnr. Sitzgs.ber. ksl. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. **107**, Abt. 1, 162 (1898).

Dem Original nach (Gröden, Tirol, über Plan gegen das Sellajoch, leg. Arnold) eine mit einem eigenen braunen, algenhaltigen Thallus in Form kleiner Schüppchen begabte Flechte auf *Lecanora rupicola (= sordida)* und zweifellos ein Parasit. Die Form wäre mit gutem Recht als eigene Art zu betrachten; da aber im Mittelmeergebiet mehrere obligat schmarotzende *Buellia*-Arten vorkommen, die noch ungeklärt sind, verbietet sich eine Aufwertung vorderhand.

***Buellia scabrosa* (Flk.) Nyl.;** Zahlbr. Cat. Lich. Un. **7**, 471 (sub. syn. *Karschiae sc.* Rehm.

Tobler, Jb. wiss. Bot. **49**, 405 (1911).

Eine obligat parasitische Art auf *Diploschistes*-Arten, deren Biologie jedoch noch nicht völlig geklärt scheint.

***Buellia verruculosa* (Sm.) Mudd;** Zahlbr. Cat. Lich. Un. **7**, 426.

Malme in Bot. Not. (Lund) **1892**, 130.

Nach Malme loc. cit. offensichtlich ebenfalls fakultativ parasitisch.

Caloplaca anchon-phoeniceon* Poelt et Clauzade *nov. spec.

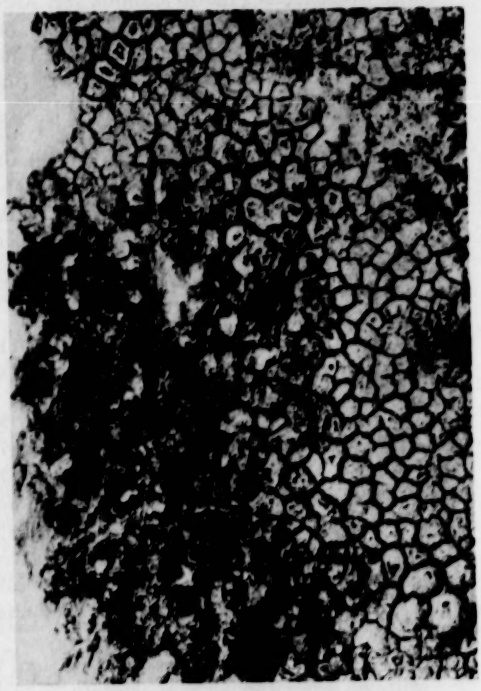
Thallus parasiticus (in specie Aspiciliae); areolae minores, altiores, angulatae apotheciis solitariis ad ternis tectae; apothecia plerumque irregulariter angulata marginibus crassis demum exclusis et discis ± planis; color thalli marginisque miniatoruber, disci obscurior; cellulae excipuli hypotheciique distinctae; sporae octonae rarius quaternae subminores septis mediis.

Lager parasitisch auf *Aspicilia*-Arten, wenig entwickelt und bald in Apothecien-gruppen umgewandelt. Abgetötete Zone des Wirtes schmal. Die dicken, unregel-

6

7

8



9

Abb. 6—9. Unterschriften siehe gegenüberliegende Seite

mäßig eckigen Areolen enthalten 1 bis mehrere, breit aufsitzende Apothecien. Diese sind, wiewohl meist nicht sehr gedrängt stehend, ebenfalls unregelmäßig eckig mit anfangs wulstig dickem Rand, der später zurückgedrängt wird. Lager und Apothecienränder leuchtend rot (zwischen zinnober und scharlach); Scheiben ± flach, von etwas dunklerer Farbe.

Apothecienränder nur wenig Algen enthaltend; Rinde 25 bis 30 μ dick, aus ziemlich verleimten Hyphen mit ± ovalen, bis um 6 μ langen Zellen, Mark aus einem ziemlich dichten Gewebe rundlicher, dünnwandiger Zellen bestehend. Excipulum seitlich dünn mit ziemlich verlängerten, um 1,5 μ breiten Zellen, unten zusammen mit dem schlecht abgesetzten Hypothecium rundlich kleinzellig (2—3 μ). Hymenium 70 bis 80 μ, Epithecium 20 bis 25 μ, teilweise in das Hymenium eindringend. Paraphysen meist einfach, oben kaum verdickt. Sporen zu 8, selten zu 4, 9,5—11,5/4—6 μ mit um 2,5 bis 3 μ dicker Scheidewand. — Lager und Apothecien K + rot, Hymenium und teilweise auch Excipulum J + blau, ältere Teile des Markes und der Rinde J + violettblau.

Westalpen: Umgebung des Col du Lautaret (H^{tes} Alpes): Felsgruppe (Silikat) am Südhang der Montagne de Chaillol, ± 2300 m, 8. 1957, leg. G. Clauzade und J. Poelt. — Typus in der Botanischen Staatssammlung München, Isotypus im Herbar Clauzade.

Die neue Art ist gekennzeichnet durch ihren Parasitismus, die für europäische *Caloplaca*-Arten ungewöhnliche Farbe (welche ähnlich vor allem bei tropischen und subtropischen Formen der Gattung vorkommt), ihren wulstigen Rand sowie auch durch die Jodfärbung des Markes.

***Caloplaca congrediens* (Nyl.) Zahlbr.** Cat. Lich. Un. **7**, 110; Poelt in Mitt. Bot. Staatssamml. München H. 6, S. 236, 1953. — *Cal. consociata Stnr.*; Zahlbr. Cat. Lich. Un. **7**, 110.

Poelt u. Doppelbaur in Planta (Berl.) **46**, 467—480 (1956).

Streng spezialisiert auf *Candelariella vitellina* (Ehrh.) Müll. Arg. und bekannt aus Mittel- und Südeuropa (Schwarzwald, Südbayern, Tschechoslowakei, Nord- und Südtirol, Südfrankreich, Pyrenäen, Griechenland). Nächst verwandt zu der systematisch ziemlich freistehenden Art dürfte die autotrophe *Caloplaca herminica* Samp. aus Portugal sein (Tavares, Lich. Lus. sel. exs. 72).

Die jüngst beschriebene *Caloplaca vitellinaria* Szatala in Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung. 7, 276 (1956) verhält sich biologisch völlig gleichartig wie die behandelte Art und steht ihr offensichtlich sehr nahe.

***Caloplaca coronata* (Krempelh.) Stnr.**; Zahlbr. Cat. Lich. Un. **7**, 111.

Die in den wärmeren Kalkgebirgen Europas (Mittelmeergebiet, Jura, Poln. Jura usw.) verbreitete Art dürfte ihrer Wuchsart entsprechend zumindest zu den fakultativen Parasiten zu rechnen sein.

***Caloplaca epithallina* Lynge** Skrift. Svalb. o. Ishav. **81**, 113 (1940); Magnusson in K. Sv. Vetensk. o. vit. Samh. Handl. F. 6, Ser. B **3**, 1, 47 (1944); Poelt in Mitt. Bot. Staatssamml. München H. 6, S. 236, 1953.

Abb. 6. *Caloplaca inconnexa*, Habitus, etwa 6fach. Die Loben des Parasiten haben besonders im unteren Teile den Wirt stark überzogen; vereinzelte Apothecieninitialen sind zu sehen

Abb. 7. *Toninia kolax*, Habitus, etwa 2,5fach; links am Rande die schmalen Loben des *Pterygium*, anschließend die Areolengruppen des Parasiten mit schwarzen Apothecien, die in der Mitte bereits ausgebrochen sind

Abb. 8. *Rhizocarpon pusillum*, Habitus, Ausschnitt etwa 3 cm natürlicher Länge. Der Wirt gibt sich durch die eingesenkten, also von den Areolen berandeten Apothecien zu erkennen; die dicken schwarzen Punkte stellen die Früchte des Schmarotzers dar

Abb. 9. *Caloplaca necator*, etwa 5fach; rechts die Wirtsareolen mit eingesenkten Apothecien, links die freien Apothecien des Wirtes über dunkel erscheinendem Lager

Biologie vgl. oben. Eine obligat parasitische Art, die sowohl in Grönland wie in den Alpen an wenigen Arten allerdings sehr verschiedener Verwandtschaftskreise gefunden wurde: *Lecanora melanophthalma*, *L. peltata*, *L. rubina*, *Parmelia disjuncta* und Verwandte, *Lecidea atrobrunnea*, *Rinodina oreina*, *Umbilicaria cylindrica*.

***Caloplaca inconnexa* (Nyl.) Zahlbr.** Cat. Lich. Un. **7**, 145. — Abb. 6.

Vgl. oben. Die Identität der hier behandelten Sippe mit der Nylanderschen Art ist nicht gesichert; das Typus-Exemplar konnte noch nicht verglichen werden.

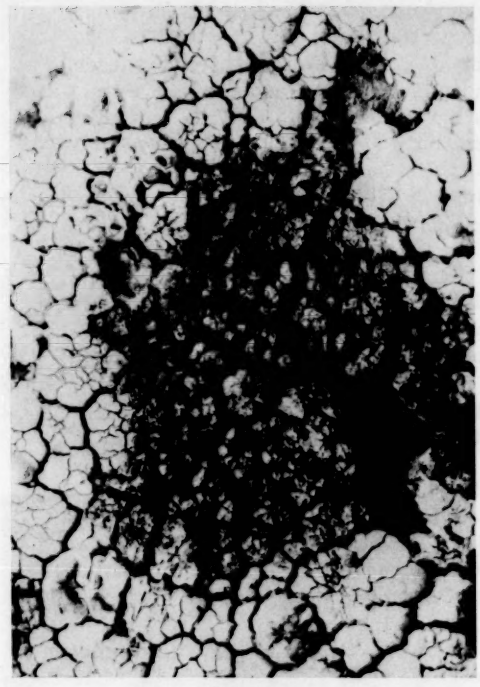


Abb. 10

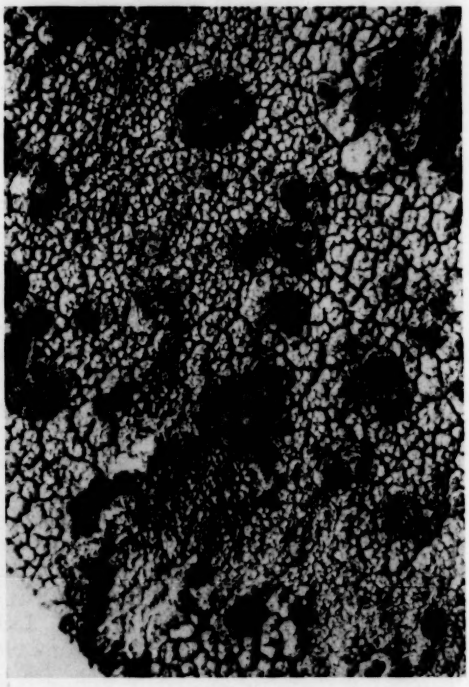


Abb. 11

Abb. 10. *Lecidea insularis* Nyl. auf *Lecanora rupicola* (L.) Zahlbr.: Combeynot über dem Col du Lautaret, Hautes Alpes, 8. 1957, leg. G. CLAUZADE et J. POELT, etwa 5fach; der Parasit zeigt zahlreiche schwarze Apothecien

Abb. 11. *Lecidea percutiens*, etwa 3fach. Auf den schwärzlichen pockenartigen Lagern des Parasiten hellere, kleinere Flecken, die Sorale. Links unten ausgefallene und vom Parasiten berandete rundliche Bezirke

Alle Lichtbilder: phot. H. DOPPELBAUR

Caloplaca insularis* Poelt *nov. spec.

Thallus parasiticus (in specie Aspiciliae), parvus, rotundatus, ex apotheciis et apotheciorum initialibus compositus; apothecia sessilia demum ± stipitata, marginibus crassis demum reclusis, aurantiaco-ochraceis et discis ± planis obscurioribus. — Cortex cellulis distinctis, excipulum cellulis brevibus, hypothecium inspersum; paraphyses superne ramosae, vix capitatae; sporae plerumque octonae, mediae septis mediis. — Medulla J + caeruleoviolascens.

Thallus parasitisch auf *Aspicilia sp.*, auf dem Wirt kleine (2—3 mm) rundliche bis — an Unebenheiten der Unterlage — verlängerte Inseln bildend, fast nur aus Apothecien und Apothecieninitialen bestehend. Apothecien einzeln oder zu wenigen

in jeder Areole, sonst ± gedrängt, im Alter, d. h. nach Verwitterung der Wirtsflechte, fast gestielt, rund, bis um 0,8 mm breit, mit dick wulstigen, nur anfangs schwach vorstehenden, dann bald zurückgedrängten Rändern von auffallend orangebräunlicher Färbung; Scheiben ± flach, schmutzig bräunlich, rauhlich.

Rinde 25 bis 30 μ dick, durchwegs deutlich rundzellig, Zellen um 4—6 μ, die oberen 15 μ sehr feinkörnig inspers. Algenschicht und Mark nicht differenziert, mäßig locker mit runden bis wenig verlängerten Zellen; Algen etwa 8 bis 15 μ. Stipesgewebe mit großenteils sehr verlängerten, parallelen Hyphen. — Apothecienrinde ähnlich der Thallusrinde, etwa 20 μ dick, Zellen um 3 bis 5 μ, Rinde im Inneren reichlich Algen enthaltend. Excipulum seitlich etwa 20 μ dick, unten etwas mehr, auffällig kurzzellig, Zellen 2 bis 3 μ breit; Hypothecium feinzellig, mit körnigen Ablagerungen und Fetttröpfchen inspergiert; Hymenium 80 bis 100 μ, obere 20 μ inspers; Paraphysen oben meist mehrfach verzweigt, Endzellen 3 bis 3,5 μ dick. Sporen zu 8, seltener zu 4, 11—14/5,5—8 μ, Septen 2,5 bis 3,5 μ dick. — Lager K + rot, Hymenium J + blau, Mark J + blauviolett.

Westalpen: Dept. H^tes Alpes, über schiefrigem Gestein der Montagne de Chaillol über dem Col du Lautaret, um 2300 m, 8. 1957, leg. G. Clauzade et J. Poelt; Typus in der Botanischen Staatssammlung München.

Die neue Art ist gekennzeichnet durch ihre parasitische Lebensweise, die kleinen Lagerinseln, die dickrandigen Apothecien von bräunlichoranger Färbung, die oberseits stark verzweigten Paraphysen und die Blaufärbung des Markes mit Jod.

***Caloplaca invadens* Lynge** Lich. Nov. Zemlya **1928**, 228 et Meddel. om Grønland **118**, 8, 174 (1937) et Skrift. Svalb. o. Ishav. **81**, 116 (1940).

„*Thallus parasiticus vel thallum aliorum lichenum invadens*"; „on the thallus of other lichens preferable *Placynthium asperellum*, which is an excellent substratum for epithalline lichens". Die offensichtlich arktische Art ist bekannt aus Novaya Zemlya, Spitzbergen, Grönland und Lappland.

Der Thallus ist (beim Original) zum größten Teil sehr fein spinnwebig-filzig und überzieht in offensichtlich raschem Wachstum verschiedene Wirtsflechten, die abgetötet und abgebaut werden.

Caloplaca magni-filii* Poelt *nov. spec.*

Syn. *Caloplaca epithallina* Lynge *ap.* Magnusson in Ark. Bot. **33**, A, 1, 131 (1946) *non al.*

Thallus parasiticus (in Lecidea nigroleprosa (Vain.) Magn. *vigens). Thallus male evolutus, solum e fasciculis hyphorum thallum Lecideae invadentium compositus. Apothecia dispersa vel laxe aggregata, parva, convexa ad subglobosa marginibus plerumque mox exclusis, aspera ad verruculosa, ferruginea ad lateritia. Excipulum tenue, hymenium medium, paraphyses clavatae, non vel pauciramosae; sporae octonae, late ellipsoideae vel subglobosae, mediae septis mediis. — Thallus K + ruber, Medulla J + violacea.*

Auf *Lecidea nigroleprosa* (Vain.) Magn. parasitierend. — Eigener Thallus vom Wirtsthallus äußerlich nicht unterscheidbar. Apothecien einzeln oder zu mehreren auf dem Wirtsthallus zerstreut, 0,2 bis 0,4 mm breit, meist von Anfang an konvex bis fast kugelig mit rauher bis fast warziger Oberfläche, Rand nur anfänglich entwickelt. Ganze Apothecien einheitlich rosrötlich bis fast ziegelrot.

Thallus mit dem ± verschleimten Wirtsthallus verschmolzen, aus sich in J blauviolett färbenden Hyphenpartien bestehend, die den Wirtsthallus durchziehen und besonders dessen Algengruppen umspinnen. Im Bereich des Parasiten finden sich Algen besonders unter dem Apothecium, seltener dringen sie in das Excipulum ein. Exc. meist schwach entwickelt, ziemlich verleimt, mit undeutlichen, ziemlich

* Herrn Dr. A. H. Magnusson, Göteborg, in Dankbarkeit zugeeignet.

kurzen Zellen. Hypothecium feinhyphig-kleinzellig. Hymenium um 70 μ hoch, mit unebener Oberfläche; Paraphysen nicht oder wenig geteilt, langsam keulig verdickt auf etwa 4 μ. Sporen zu 8, 9,5—12/7—8 μ mit 2 bis 3 μ dicker Scheidewand. — Hymenium und Hypothecium J + blau, Excipulum und Thallushyphen J + blauviolett.

Torne Lappmark, Schweden: Nissontjårro, 8. 1951, leg. J. POELT; Typus in der Botanischen Staatssammlung München. Sonst noch bekannt von: Lycksele Lappmark, Schweden: Par. Tärna, Rivovardo, 8. 7. 1924, leg. A. H. MAGNUSSON (Hb. MAGNUSSON).

Die neue Art gehört wie die gleichfalls parasitische *C. epithallina* zur Gruppe der *C. ferruginea* und unterscheidet sich von der genannten durch die kleineren, meist bald hochkonvexen, warzigrauhen Apothecien von mehr ziegel- als rostroter Farbe, durch die breiteren Sporen wie auch ökologisch durch die andere Wirtswahl.

Caloplaca necator* Poelt et Clauzade *nov. spec. — Abb. 9.

Thallus parasiticus (in specie Aspiciliae) subparvus, effusus vel indistinctus, rarius areolatus, ochraceo-aurantiacus, saepe nigrescens; apothecia saepe compluria, parva, rotundata, anguste sessilia marginibus angustis demum reclusis rubroaurantiacis et discis planis ad convexis subobscurioribus; cortex thalli excipulumque cellulis distinctis parvis; paraphyses paulum ramosae cellulis extremis crassis; sporae octonae, ovales ad subglobosae, parvae septis crassis.

Lager unregelmäßig rundliche Flecken auf der Unterlage (*Aspicilia* sp.) bildend und diese abtötend, zusammenhängend bis um 5 mm breit, oder dann in Teilareale zerfallend, dünnhäutig bis schwachfelderig-unregelmäßig und dann schmutzigorange, oder fast fehlend und dann die Befallsstelle geschwärzt. Apothecien meist zu mehreren, 0,3—0,6 mm breit, meist rund, verengt sitzend, Rand ziemlich dünn, schwach vorstehend bis zurückgedrängt, heller oder gleichfarbig mit der flachen bis etwas gewölbten, orangebräunlichen Scheibe.

Lager anatomisch wenig differenziert; Rinde aus einer dünnen Hyphenschicht um die Algengruppen bestehend; Algen um 6 bis 11 μ dick. Markgewebe etwas locker und ohne Grenze in den abgetöteten Wirtsthallus übergehend; Apothecienrinde 10 bis 15 μ dick, rundlich kleinzellig, Zellen um 3 μ dick; Rand reichlich Algen enthaltend. Excipulum randlich aus rechteckigen bis gestreckten, etwa 2 μ breiten Zellen mit deutlichen Zellwänden bestehend, unten wie das wenig abgesetzte Hypothecium unregelmäßig rundlich zellig, Zellen etwa 2 bis 5 μ dick. Hymenium 70 bis 80 μ hoch; Epithecium dicht körnig, etwa 10 bis 15 μ dick. Paraphysen nicht oder wenig verzweigt, Endzellen bis um 7 μ dick, ± kugelig. Sporen zu 8 oder seltener zu 4, rundlich bis kurzelliptisch, um 8—9/5—6 μ mit bis 4 μ dicker Scheidewand.

Südfrankreich, Provence: Über quarzitischem Sandstein; Rochers de la Chapelle de Notre Dame des Anges (350 m), Rustrel (Vaucluse). — 7. 1957, leg. G. CLAUZADE et J. POELT; Typus in der Botanischen Staatssammlung München. — Ferner: Sommet de la Colline du Fort à Gargas (Vaucluse), 350 m, 6. 2. 1957 leg. G. CLAUZADE.

Die Art ist gekennzeichnet durch ihre parasitische Lebensweise, das gering entwickelte Lager, die dicken Paraphysenenden und die kleinen, fast kugeligen Sporen mit dicken Scheidewänden. Auf den Urstücken wird sie ihrerseits von anderen parasitischen Flechten befallen, so *Acarospora* sp. Die Unterlage wird von ihr anscheinend nicht vollständig abgetötet. Die befallene *Aspicilia*-Art scheint sich nach „Durchzug" des Feindes u. U. rasch wieder zu einem anfänglich dünnen Lager zu regenerieren.

***Caloplaca oasis* (Mass.) Szat.** Mag. Bot. Lapok **31**, 120 (1932) *Caloplaca velana var. oasis* (Mass.) Zahlbr. Cat. Lich. Un. **7**, 197.

Endolithischer Parasit auf verschiedenen endolithischen Kalkflechten (*Lecanora, Verrucaria* usw.); Mittelmeergebiet, Jura, Alpen.

***Caloplaca pyracea* (Ach.) Th. Fr. var. *rohlenae* Serv.** Hedwigia **71**, 277 (1931).

Bildet auf der bläulichgrauen *Verrucaria sphinctrinella* kleine rundliche weiße Inselchen ähnlich *Cal. oasis*. Bekannt von Montenegro, leg. Servit.

Im weiteren Bereich der *Caloplaca pyracea* kommen offensichtlich noch mehrere parasitische Sippen vor, die mit dem ganzen Formenkreis sehr der Bearbeitung bedürfen.

Zur leichteren Unterscheidung der hier aufgeführten silicophilen Arten (die Kalkbewohner sind viel zu wenig geklärt) sei der folgende Schlüssel angefügt.

1a. Scheiben dunkelrot, Ränder braun. Spezialisierter Parasit auf *Candelariella vitellina*, fast ohne Thallus; M- u. S-Europa
Caloplaca congrediens u. *C. vitellinaria*

1b. Apothecien andersfarbig, Lager meist entwickelt, auf anderen Flechten

2a. Apothecien blutrot bis rostrot oder ziegelrot; Mark J+ blauviolett

3a. Apothecien blut- bis scharlachrot, dick berandet; Paraphysen meist einfach; Sporen 9,5—11,5/4—6; Septen 2,5 bis 3 μ; Westalpen, auf *Aspicilia*
Caloplaca anchon-phoeniceon

3b. Apothecien rost- bis ziegelrot

4a. Ap. 0,2—0,4 mm breit, rost- bis ziegelrot, bald konvex, rauhlich verunebnet; auf *Lecidea nigroleprosa*, Lappland
Caloplaca magni-filii

4b. Ap. größer, rostrot, oft recht dunkel, mit meist bleibendem dünnem Rand; meist auf placodialen oder Laubflechten, arktisch-alpin
Caloplaca epithallina

2b. Apothecien orange bis rot- oder bräunlichorange

5a. Lager sehr fein spinnwebig-filzig; Apothecien orangeocker; Sporen 13—16/8—10 mit dicker (4—5,5) Scheidewand; arktisch, Rinde u. Mark J—
Caloplaca invadens

5b. Lager areoliert bis häutig oder fehlend; Sporen kleiner; nicht arktisch; auf *Aspicilia*

6a. Ap. in Gruppen dichtstehend, dickrandig, bräunlichorange, Lager fast fehlend; Paraphysen mehrfach verzweigt, Sporen 11—14/5,5—8, Septen 2,5—3,5; Westalpen. Mark J+
Caloplaca insularis

6b. Lager feinareoliert bis häutig oder fehlend und dann Substrat geschwärzt; Ap. meist zerstreut, rotorange; Paraphysen wenig verzweigt, Sporen fast kugelig, 8—9/5—6, Septen bis 4 μ. Mediterranes Gebiet der Provence; Mark J—
Caloplaca necator

***Candelariella athallina* (Wedd.) DR. *f. parasitica* Erichs.** Ann. Mycol. **42**, 31 (1944) u. Flechtenflora v. NW-Deutschland, 307.

„Ohne erkennbares eigenes Lager, als Parasymbiont auf der Lagerkruste von *Lecanora umbrina f. saxicola* (Fke.) Zahlbr."

***Candelariella superdistans* (Nyl.) Malme;** Hakulinen in Ann. Bot. Soc. Vanamo **27**, 3, 62 (1954).

Schmarotzt auf den Apothecienrändern, seltener dem Thallus der rindenbewohnenden *Lecanora distans* in Nord- und Westeuropa. Ein eigener Thallus fehlt, aber der Lagerrand enthält reichlich Algen.

***Candelariella vitellina* (Ehrh.) Müll. Arg.;** HAKULINEN in Ann. Bot. Soc. Vanamo **27**, 3, 68 (1954).

Diese weitverbreitete Art vermag zwar voll autotroph zu leben, besitzt aber die Fähigkeit, allerlei andere Flechten aufzuschließen und findet sich deshalb recht häufig als Parasit.

***Catillaria intrusa* (Th. Fr.) Th. Fr.** Lichenogr. scand. **1874**, 579.

MAGNUSSON in Bot. Not. (Lund) **1942**, 9.

Die aus Skandinavien und Großbritannien bekannte Art gehört ihrem biologischen Typus nach zur selben Gruppe wie *Lecidea furvella, Lecanora intrudens* u. a. Das lockere, kleiig-isidiöse Lager scheint sich sehr rasch über andere Krustenflechten auszubreiten und sie abzutöten.

***Diploschistes bryophilus* (Ehrh.) Zahlbr.** Cat. Lich. Un. **2**, 657; LETTAU in Fedde Rep. spec. nov. Beih. **69**, 2, 113 (1937).

Biologie vgl. LETTAU loc. cit.; POELT u. DOPPELBAUR in Planta (Berl.) **46**, 472 (1956).

Die Jugendstadien der Art gewöhnlich parasitisch auf Cladonien, jedoch nicht bei allen Sippen der systematisch schwierigen Species.

***Lecania thallophila* Magn.** in Ark. Bot. **2**, 2, 213 (1952).

Ohne eigenen Thallus, aber mit Algen im Lagerrand. Offensichtlich parasitisch auf *Placynthium asperellum, Physcia caesia* var. *ventosa, Collema parvum*.

***Lecanora atriseda* (Fr.) Nyl.;** Th. FRIES in Lichenogr. scand. **1871**, 267.

MALME in Bot. Not. (Lund) **1892**, 125.

Obligater Schmarotzer auf *Rhizocarpon*-Arten, meist *Rh. geographicum* (L.) DC.

***Lecanora dispersa* Flk. f. *parasitans* (Wedd.) Harm.** Lich. France **1913**, 1009.

„Apothécies dispersées ou groupées sur le thalle de l'Aspicilia calcarea." — Dept. Hérault, Frankreich.

Aus dem Formenkreis der *Lecanora dispersa* wurden mehrere außereuropäische parasitische Arten beschrieben; möglicherweise ist die Form mit einer derselben identisch.

***Lecanora epithallina* Magn.** Ark. Bot. **2**, 2, 202 (1952).

In Lappland mehrfach auf *Pannaria isidiata* Degel. gefunden.

***Lecanora intrudens* Magn.** Bot. Not. (Lund) **1942**, 8.

„The 1—5 cm large, often confluent, almost black thallus areas destroy the attacked lichen, of which remnants may be seen among the areolae." — Eine Art vom biologischen Typus der *Catillaria intrusa*, bekannt von der Schwedischen Westküste.

***Lecanora (Asp.) parasitica* (B. de Lesd. Zahlbr.** Cat. Lich. Un. 8, 530; MAGNUSSON in K. Sv. Vetensk. Akad. Handl. **17**, 5, 170 (1939). — *Aspicilia p.* B. de Lesd. Bull. Soc. bot. France **78**, 728 (1932).

In Ligurien auf *Lecanora (Asp.) proluta* (Nyl.) Zahlbr.

***Lecidea alumnula* Nyl.** Flora (Jena) **59**, 574 (1876); ZAHLBR. Cat. Lich. Un. **3**, 512.

Auf *Lecidea contigua* Fr. schmarotzend, aus Irland beschrieben.

***Lecidea assimilis* (Hampe) Th. Fr.** Lichenogr. scand. **1**, 556 (1874); ZAHLBR. Cat. Lich. Un. **3**, 521; MAGNUSSON, Sv. Bot. Tidskr. **19**, 113 (1925); **46**, 181 (1952).

Auf verschiedenen Flechten schmarotzend, bekannt aus Schweden, Schottland und dem nördlichen Mitteleuropa.

***Lecidea furvella* Nyl. ap. Mudd;** ZAHLBR. Cat. Lich. Un. **3**, 578; VAINIO in Acta Soc. Faun. et Fl. Fenn. **57**, 2, 86 (1934); KLEMENT in Lotos (Prag) **81**, 48 (1933).

Eine oft sterile, isidiöskleiige Flechte, die verschiedene andere Flechtenarten befällt und abtötet.

***Lecidea insularis* Nyl.** Bot. Not. (Lund) **1852**, 177; — *Lecidea petraea var. intumescens* Flk. *ap.* Fw. Flora (Jena) **11**, 690 (1828); — *Lecidea intumescens* Nyl. in Act. Soc. Linn. Bordeaux **21**, 373 (1856); ZAHLBR. Cat. Lich. Un. **3**, 601. — Abb. 10.

MALME, Bot. Not. (Lund) **1892**, 129; BITTER, Jb. wiss. Bot. **33**, 104 (1899).

Ein spezialisierter Schmarotzer auf *Lecanora rupicola* (L.) Zahlbr. und der nahe verwandten *L. sulphurata* (Ach.) Nyl., offensichtlich durch ganz Europa verbreitet. Die Art wird von BITTER als Pilz aufgefaßt, scheint uns aber eine echte Flechte zu sein.

***Lecidea intrudens* Magn.** Ark. Bot. A **33**, 1, 53 (1946).

Auf anderen Flechten, angegeben *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC.; Lappland.

Lecidea (?) percutiens* Poelt *nov spec. — Abb. 11.

Thallus parasiticus (in Diploschiste scruposo), parvus prothallo nigrescente, impure viridescens, sublaevigatus ad verrucosopapillatus papillis isidiososorediosis; soredia corticata rotundata; algae virides, minores. — Apothecia pycnidiaque non evoluta.

Lager parasitisch auf *Diploschistes scruposus*; es tötet den Wirt fleckenweise unter Schwärzung des Gewebes ab und bildet auf ihm rundliche Inseln, die bis 3 bis 4 mm Breite erreichen und sich bei weiterem Wachstum zerteilen. Aus dem schmutzig graugrünlichen, unebenen Lager entwickeln sich kleine Wärzchen isidialer Soredien, welche die Verbreitung besorgen. Der Parasit stirbt im Zentrum dann rasch ab, die toten Areolen von Wirt und Parasit fallen schließlich aus, wodurch die Durchbohrungen entstehen, auf die der Name Bezug nimmt.

Lager wenig differenziert, von einer dünnen Lage von Hyphen berindet, die mit feinkörnigen Ablagerungen erfüllt sind. Das Innere ist von einer dichten Masse kleiner (um 7 μ) grüner Algen ausgefüllt, woran sich ein lockeres Mark mit 2 bis 2,5 μ breiten Hyphen anschließt. Soredien 10 bis 20 μ dick, aus Gruppen von Algen und ziemlich dichten Hyphenhüllen bestehend. — Lager K—, J—. Apothecien und Pykniden fehlen.

Die Einordnung der Art kann nur gefühlsmäßig erfolgen. Es erscheint aber notwendig, den auffallenden Typ, der möglicherweise immer nur steril auftritt, zu beschreiben. Es dürfte sich um einen örtlich virulenten Parasiten handeln, der gleichwohl größere Partien des Wirts nicht abtöten kann.

Provence: Fourjon (400 m), Gignac (Vaucluse), auf Kreidesandstein. 7. 1957 leg. G. CLAUZADE u. J. POELT.

***Lecidea umbonella* Nyl.** in Flora (Jena) **49**, 372 (1866); MAGNUSSON, Ark. Bot. **2**, 2, 128 (1952).

Auf *Lecidea lapicida* Ach, aus Schottland und Lappland bekannt.

***Lecidea tesselata* (Ach.) Flk.;** *Lecidea cyanea* (Ach.) Röhl.; ZAHLBR. Cat. Lich. Un. **3**, 533; pr. pte.

Zumindest eine der Sippen der formenreichen Art ist ein $\pm$ obligater Parasit auf Arten von *Lecanora sect. Aspicilia*. Sie kommt sowohl in Nord- und Mitteleuropa wie in den Alpen vor. Eine systematische Klärung des Formenkreises ist nötig.

In der Umgebung des Col du Lautaret in den Westalpen konnte die Art vielfach bei etwa 2500 m Höhe beobachtet werden, wo sie zusammen mit anderen parasitischen Lichenen *(Acarospora hospitans, Rhizocarpon pusillum)* auf einer *Aspicilia* der Artengruppe *Lecanora (Asp.) mastrucata* (Wg.) Ach. schmarotzt.

***Rhizocarpon epispilum* (Nyl.) Zahlbr.** Cat. Lich. Un. **4**, 333. *Lecidea epispila* Nyl. Bull. Soc. Linn. Norm. ser. 2, **6**, 292 (1872) et in Flora **56**, 73 (1873). — *Buellia episp.* B. de Lesd. Bull. Soc. Bot. Fra. **52**, 551 (1905).

Auf *Pertusaria flavicans* Lamy. *„thallos eos maculis (lat. 2—6 millim.) diformibus varieque confluentibus inquinans"*.

Pyrenäen, Südfrankreich.

***Rhizocarpon lusitanicum* (Nyl.) Arn.**; RUNEMARK in Opera Bot. **2**, 1, 84 (1956).

„Probably parasitic on an indeterminable crustaceous lichen"; nur von einem einzigen Fundort bekannt: Lissabon, Portugal.

***Rhizocarpon pusillum* Runem.** Opera Bot. **2**, 1, 63 u. **2**, 2, 19 (1956). — Abb. 8.

„*Rh. pusillum* is closely related to *Rh. effiguratum* and probably it has arisen as a specialized form of that species. The species, at least in the initial facies is a parasit growing on *Sporastatia testudinea* (once also found on a *Lecidea sp.*). It is an entirely alpine species, found between 2200 and 3400 m in the Alps, the Pyrenees, and once in a mountain of the Iberian Peninsula. It seems to be rather a rare species." — Verbreitung: RUNEMARK, Karte 7.

Mit der Beschreibung gut übereinstimmende Stücke konnten G. CLAUZADE u. Verf. mehrfach in der Umgebung des Col du Lautaret in den Westalpen sammeln, hier aber durchwegs auf *Aspicilia*-Arten. Die sehr dunklen Sporen sind bei diesen Proben zweizellig, oder durch vielfach schiefe Längsteilung der beiden Zellen vierzellig. Auf der in der Nachbarschaft häufig vorkommenden *Sporastatia testudinea* fand sich die Art nicht. Möglicherweise hat man es hier mit einer Spezialisation bzw. einem Zerfall in mehrere Rassen zu tun, die sich vielleicht auch morphologisch etwas unterscheiden.

Rhizocarpon renneri* Poelt *nov. spec. Abb. 4 u. 5

Thallus parvus, parasiticus (in Rinodina oreina vigens) areolis primum planis demum perconvexis ad subglobosis, atrocanis et apotheciis adnatis, atris, immarginatis convexis; hypothecium brunneoatrum; excipulum et epithecium atroviolacea, K—vel in violaceum vergentia; sporae octonae, mediae, submurales cellulis paucis, ab initio atrae. — Medulla J + leviter caerulescens.

Thallus auf *Rinodina oreina* schmarotzend. Die um 5 bis etwa 8 mm breiten Lager der Flechte bilden aus den flachen, gelblichen Areolen des Wirtes die eigenen, schließlich hochkonvexen bis fast kugeligen dunkelgrauen Areolen von rundlichem bis unregelmäßigem Umriß, etwa 0,5 bis 1 mm Breite und rauher Oberfläche. Apothecien sehr zerstreut, den Areolen meist seitlich ansitzend, von Anfang an randlos und konvex, tiefschwarz, bis um 0,8 mm breit.

Rinde nicht deutlich differenziert. Thallus größtenteils aus ± senkrechten Hyphen mit um 4 bis 6 μ breiten Gliedern aufgebaut. Algen darinnen unregelmäßig und nicht sehr reichlich verteilt, bis etwa 15 μ im Durchmesser. Mark locker bis ziemlich dicht, nach unten in abgestorbenes Wirtsgewebe übergehend. Die äußersten, kugeligen Zellen des Thallus sind graulich gebräunt. Epithecium aus außen strahligen Hyphen mit meist ovalen, 3—4 μ breiten Gliedern aufgebaut, violettschwärzlich. Hypothecium rundzellig, braunschwarz, auch im dünnen Schnitt. Hymenium 90 bis 100 μ hoch, obere 20 bis 35 μ violettlich bis grauschwärzlich. Paraphysen zart, verästelt, 1—1,5 μ dick. Sporen zu 8, von Anfang an sehr dunkel, parallel mehrzellig bis meist schwach mauerförmig, meist insgesamt 5- bis 7zellig, etwa 16—22/9—12 μ. — Lager K—, C—; Medulla J + leicht bläulich; Hymenium J + blau; Epithecium K— oder + stärker violett.

Samnaun-Gruppe, Tirol: Überhängende Ostwand des großen Blockes an der Kölner Hütte auf Comperdell, 2000 m, 7. 1957, leg. J. POELT. Typus in der Botanischen Staatssammlung München.

Die neue Art ist durch ihren hochentwickelten Parasitismus, ihre schließlich fast kugeligen, tiefgrauen Areolen, das dunkle Hypothecium, die schwach mauerförmigen, von Anfang an dunklen Sporen sowie die Blaufärbung des Markes mit Jod gekennzeichnet.

***Rhizocarpon viridiatrum* Wulf. Kbr.;** Runemark in Opera Bot. **2**, 1, 81 u. **2**, 2, 22 (1956).

„At least the European material of *Rh. viridiatrum* is in some stages parasitic on other crustaceous lichens (*Lecidea* and *Lecanora* species). Probably it requires the algae of the host, but in other respects it is autotrophous." — Verbreitung: Runemark **2**, 2, Karte 16 u. 17.

***Rinodina soredicola* Degelius,** Bot. Not. (Lund) **1945**, 405; Magnusson, Meddel. Göteb. Bot. Trädg. **17**, 191 (1947).

Poelt u. Doppelbaur, Planta (Berl.) **46**, 475 (1956).

Lebt konstant nur auf den Soralen blaualgenhaltiger Blattflechten, besonders von *Lobaria verrucosa*.

***Toninia kolax* Poelt** Mitt. Bot. Staatssamml. München H. 17/18, S. 387, 1957. — Abb. 7.

Auf der Flechte *Pterygium filiforme* (Garov.) A. L. Sm. parasitierend (vgl. oben).

Mit den genannten ist die Zahl der tatsächlichen Parasiten bei weitem nicht erschöpft. Mit Sicherheit sind jeweils mehrere teils systematisch noch nicht klargestellte, teils vielleicht überhaupt noch nicht beschriebene Arten der Gattungen *Buellia*, *Caloplaca*, *Rinodina*, *Lecanora* dieser ökologischen Kategorie zuzuzählen. Berücksichtigt man noch die Reihe der nur gelegentlich als Schmarotzer auftretenden Formen, so dürfte sich die Zahl dieser Arten noch erheblich erhöhen.

Zusammenfassung

Im Anschluß an eine erste Behandlung des Themas werden einige weitere Fälle von Flechten dargestellt, die auf anderen Lichenen parasitieren, sich aber biologisch sehr verschieden verhalten.

Die zuerst erörterten Typen entwickeln auch als Vollparasiten noch eigene, freie, mit Algen reich ausgestattete Thalli.

Stärkst angepaßte Formen bauen dagegen ihre ebenfalls reichlich Algen enthaltenden Lager in die Thalli der Wirte ein, d. h. das Wirtsgewebe wird abgetötet und in situ durch eigenes Plectenchym ersetzt, ohne daß sich äußerlich eine stärkere morphologische Veränderung erkennen ließe. Die Struktur solcher Thalli kann voll autotrophen Formen gegenüber reduziert oder völlig gleichartig sein. Bei einer Art lassen Beobachtungen auf die Übernahme von Algen aus dem Wirtsthallus schließen.

Eine erste Übersicht über die mehr oder weniger regelmäßig parasitierenden Flechten in Europa ergibt 54 Sippen, dürfte aber nur einen Teil der tatsächlich vorkommenden Fälle erfassen. Es werden 6 neue Arten beschrieben.

Literatur

Sämtliche systematische Schriften finden sich im Text zitiert.

Gyelnik, V.: Lichinaceae. Rabenh. Kryptog.flora **9**, Abt. 2, 2. — Poelt, J., u. H. Doppelbaur: Planta (Berl.) **46**, 467—480 (1956). — Runemark, H.: Opera Bot. (Lund) **2**, 1 (1956).

Dr. Josef Poelt, Botanische Staatssammlung.
München 19, Menzingerstr. 67

Planta, Bd. 51, S. 308—320 (1958)

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Freien Universität Berlin

STUDIEN ZUR ENTWICKLUNGSPHYSIOLOGIE VON ASPERGILLUS

I. STERIGMENPROLIFERATION BEI ASPERGILLUS REPENS*

Von

CHARLOTTE THIELKE

Mit 8 Textabbildungen

(Eingegangen am 22. Februar 1958)

Bei den höheren Pflanzen haben die pathologische und die experimentelle Anatomie einen guten Beitrag zur kausalen Klärung von Entwicklungsfragen geliefert. Danach ist zu erwarten, daß auch Untersuchungen über die experimentelle Teratologie an Pilzen mithelfen könnten, Fragen des Membranwachstums zu beantworten. Da *Aspergillus repens* zu den häufig untersuchten Pilzen gehört, ist das auffällige Phänomen der Sterigmenproliferation öfter beobachtet worden. Bereits FRESENIUS (1850—1863) hat bei *Aspergillus glaucus* vergrößerte Sterigmen und Conidien beschrieben. Sehr ähnliche Mißbildungen sind aber auch von DE BARY (1864) kurz geschildert worden. Ein Schüler DE BARYS, WILHELM beschreibt sie etwas genauer (1877, S. 34). Bei ihren Untersuchungen über den Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf das Wachstum von Pollenschläuchen und Pilzmycelien sind ähnliche Formen auch von V. WALDERDORFF (1924, S. 101) gesehen worden. Sie gibt jedoch nicht an, unter welchen Bedingungen sie aufgetreten sind. Vermutlich hat auch WALTER (1924, S. 406) gleiche Beobachtungen gemacht: „Neben quantitativen treten auch qualitative Unterschiede im Wachstum bei verschiedenen relativen Dampfspannungen auf, indem sich besondere morphologische Eigentümlichkeiten zeigen, die aber in dieser Arbeit nicht genauer berücksichtigt wurden." Die Umbildung von Conidienträgern bei *Eurotium repens* schildert gleichfalls KLEBS (1928), der bereits vier verschiedene Übergangsstadien, darunter auch die Verlängerung der Sterigmen, beobachtet hat. Nach THOM und RAPER ist Sterigmenproliferation etwas sehr gewöhnliches innerhalb der *glaucus*-Gruppe (1951, S. 145): „Proliferation of the sterigmata in the head of Aspergilli, especially among the *A. glaucus* lot, is very common. The branches produced sometimes are found sterile, but usually become diminutive conidiophores with very small vesicles and groups of sterigmata producing normal spores."

* Herrn Prof. Dr. O. RENNER zum 75. Geburtstag in Verehrung zugeeignet.

Besonders interessant ist die Tatsache, daß ähnliche morphologische Veränderungen bei 2 Pilzen als genetisch manifest gewordene Merkmale aufgetreten sind. So ist von YUILL u. YUILL (1938) die neue Art *Cladosarum olivaceum* aufgestellt worden, die sich von *Aspergillus niger* u. a. durch das Auswachsen und die Verzweigung der Sekundärsterigmen und durch das Fehlen von Conidienketten unterscheidet. Die Entstehung dieser Art als Mutation aus *A. niger* wird für möglich gehalten (S. 198). Der 2. Fall betrifft *Asp. proliferans*, der von SMITH (1927) aus Baumwolle isoliert und 1943 als neue Art beschrieben wurde. Auch hier liegt der Hauptunterschied gegenüber *A. glaucus* in der Umbildung der Sterigmen. Sollten diese beiden Arten wirklich mutativ entstanden sein, dann würde die durch Mutation entstandene morphologische Änderung dieser Organismen sich im Bereich der Möglichkeiten halten, die auch rein modifikativ in Erscheinung treten können.

Die hier mitgeteilten Befunde, über die schon kurz berichtet wurde (THIELKE 1957), gehen zurück auf gelegentliche Beobachtungen, die bereits vor 10 Jahren an perithecienbildenden *Aspergillus*-Stämmen gemacht wurden. Diese Morphosen traten mehr oder weniger regelmäßig an Kulturen auf, die in Petrischalen in einem überfüllten Brutschrank standen. Da die Schalen dann stets eine Benetzung mit Kondenswasser zeigten, wird in diesem Raum eine hohe relative Luftfeuchtigkeit geherrscht haben. Die in der Institutssammlung vorhandenen und in folgender Zeit neu isolierten Aspergillen wurden alle flüchtig daraufhin geprüft, ob sie zur Bildung dieser Morphosen neigten. Dabei zeigte sich, daß in Übereinstimmung mit THOM und RAPER (1951) Sterigmenproliferation nur bei solchen Aspergillen zu erzeugen ist, die der *glaucus*-Gruppe angehören. Von den 20 geprüften *A. repens*-Stämmen verschiedener Herkunft konnten alle 20 zur Proliferation gebracht werden; das gelang ebenfalls bei 3 Stämmen von *A. ruber* und 2 Stämmen von *A. echinulatus*. Eine Ausnahme machte lediglich *A. amstelodami*, von dem 3 Stämme untersucht wurden. Dessen Sterigmen proliferierten unter den hier gegebenen Bedingungen oberhalb des Substrates niemals, erzeugten wohl aber innerhalb des Substrates verlängerte Sterigmen. Da alle Stämme von *A. repens* untereinander nur geringe quantitative Unterschiede hinsichtlich der Wüchsigkeit, Pigmentbildung und Wuchsform der Kolonie aufwiesen, wurde der 1951 aus Tomatenmark isolierte Stamm A 48 ausgewählt, der eine relativ gute Wüchsigkeit besitzt. Gelegentliche Paralleluntersuchungen mit anderen Stämmen ergaben keine größeren Unterschiede in ihrem Verhalten unter den angegebenen Bedingungen.

Methodik

Die Kulturen wurden entweder in normalen 10 cm Petrischalen mit je 15 cm^3 Nährboden gehalten, oder sie kamen in 4fach geteilte Schalen, wobei jedes Fach 7 cm^3 Nährboden erhielt. Als Substrat diente stets 1,5% Agar, dem in der einen Versuchsreihe Rohrzucker in verschiedenen Konzentrationen und zusätzlich die Salze des Czapek-Dox-Nährbodens in der von THOM und RAPER angegebenen Zusammensetzung beigefügt wurde (= R+), während in einer Parallelreihe die Herstellung des Nährbodens mit gleichem Zuckergehalt ohne diese Salze aber mit Leitungswasser erfolgte (= R). Statt des Rohrzuckers wurde in zwei anderen Reihen ein Trockenmalzpräparat (Maltzin, Diamalt A. G. München) in gleicher Weise verwendet (M+ und M).

Zur Herstellung der Räume von verschiedener relativer Feuchtigkeit wurden Glasdosen mit eingeschliffenem und durch Fett abgedichtetem Deckel verwendet, deren Boden je nach Versuch mit Wasser, Kochsalzlösung oder mit Schwefelsäure bedeckt war. Die beimpften Schalen kamen auf Glasuntersätze. Die Messung der relativen Feuchtigkeit erfolgte mit einfachem Haarhygrometer, das auf dem Deckel einer Petrischale lag. Die angegebenen Werte beziehen sich daher nur auf den die Petrischalen umgebenden Raum. Das Feuchtigkeitsklima des Pilzrasens selbst bzw. des Raumes innerhalb der Petrischale konnte auf diese Weise nicht erfaßt werden, zumal es — etwa über Schwefelsäure — durch den schnell austrocknenden Nährboden sich ständig verändern dürfte. Um sehr schnelles Austrocknen der Nährböden zu erreichen (rel. Feuchtigkeit 3%), wurden die geteilten Schalen verwendet, bei denen nur drei Viertel mit Nährböden und ein Viertel mit täglich erneuerter conc. H_2SO_4 gefüllt worden sind. Von allen in den Tabellen angegebenen Temperaturbereichen sind jeweils 6 Serien geprüft worden. In einer weiteren Serie beobachtete ich Flüssigkeitskulturen mit gleicher Zusammensetzung der Lösungen aber ohne Agar. Die dazu benutzten 50 cm³ Erlenmeyer enthielten je 25 cm³ Nährlösung.

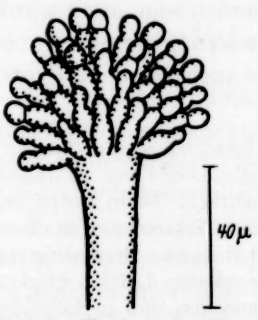


Abb. 1. Kopf eines jungen normalen Conidienträgers von *Aspergillus repens*

Die Kontrolle der Kulturen erfolgte im allgemeinen nach 7 Tagen, nur bei den Versuchen in trockenen Räumen war sie schon nach 4 Tagen notwendig. Bis auf kurze Kontrollen des Hygrometerstandes und, im Falle der Trockenkulturen, kurzes Auswechseln der Schwefelsäure in den Petrischalen, verblieben die Glasdosen in unbeleuchteten Thermostaten. Die Auswertung geschah durch direkte mikroskopische Kontrolle der Platten bei geöffnetem Deckel. Zur Prüfung bei stärkerer Vergrößerung und zur Anfertigung von Zeichnungen wurde das Material entnommen.

Ergebnisse

Bei Verwendung von Nährböden mit den beiden angegebenen Kohlenstoffquellen lassen sich grundsätzlich unterschiedliche Reaktionsweisen des Organismus erkennen. Unter allen angeführten Bedingungen ist das vegetative Wachstum auf den Malznährböden besser als auf Rohrzucker. Das zeigt sich besonders deutlich in der größeren Anzahl und in der kräftigeren Ausbildung der Conidienträger. Auf Rohrzuckernährböden entwickelt der Pilz dagegen bevorzugt Ascogone bzw. Perithecien in einem solchen Ausmaß, daß ältere Kolonien gelb aussehen. Auf beiden Substraten werden die Entwicklung der jeweiligen Fruktifikationsorgane sowie auch die Größe der Kolonie mit steigender Zuckerkonzentration gefördert. Auf festem sowie auf flüssigem Rohrzuckersubstrat lassen sich außerdem regelmäßig submerse Conidienträger beobachten, die in der Ausbildung ihrer Form ebenso wie die emersen stark von der Konzentration des Kohlenhydrates und von der Temperatur abhängig sind. Auf den benutzten Maltzin-Nährböden sind sie niemals aufgetreten.

Nach orientierenden Vorversuchen hat sich herausgestellt, daß sowohl Luftfeuchtigkeit, Temperatur als auch die Zuckerkonzentration im Nährboden einen morphogenen Effekt auf die Conidienträgerausbildung haben. Der normale Conidienträger von *Aspergillus repens* trägt an seinem verbreiterten Ende nur eine Reihe unverzweigter Sterigmen (Abb. 1). Die morphologischen Abweichungen von der normalen Gestalt erfolgen

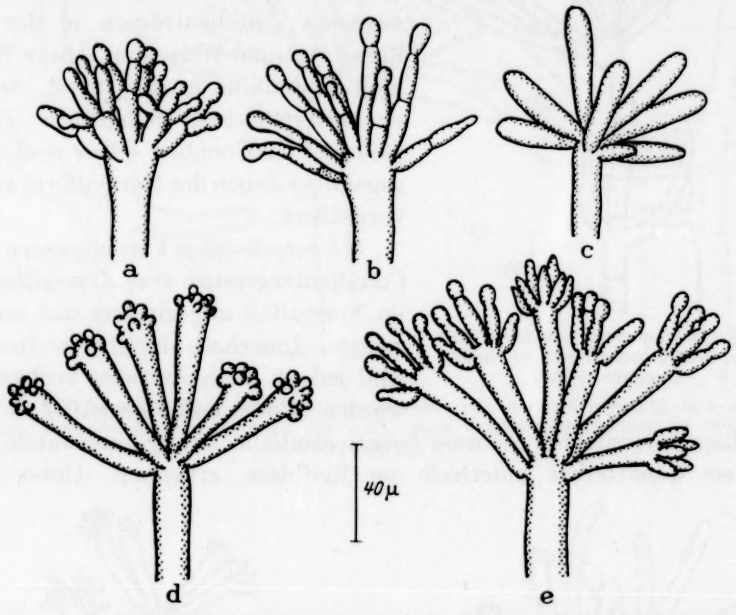


Abb. 2a—e. Conidienträgerköpfe von *Aspergillus repens*. a, b Mit schwach verlängerten und verzweigten Sterigmen. c—e Entwicklung von proliferierten Sterigmen zu sekundären Conidienträgerstielen

stufenweise. Wenn zwischen ihnen auch alle Übergangsstadien auftreten, so lassen sie sich doch meist auf zwei charakteristische Wuchsformen zurückführen.

1. Die Wirtelbildung durch Sterigmenproliferation. Im einfachsten Fall kommt es hier zur Ausbildung verlängerter Sterigmen, die auch mehrzellig werden oder sich verzweigen können. In manchen Fällen kann dabei die Sterigmenfunktion erhalten bleiben; dann werden Conidien am verlängerten Ende abgegliedert (Abb. 2a, b), oft aber wachsen diese Zellen zu vegetativen Hyphen aus (Abb. 2c). Manchmal können sich die auswachsenden Sterigmen zu ascogontragenden Ästen entwickeln (Abb. 3). Unter diesen sehr vielfältig variablen Formen zeigt sich jedoch der wirtelig verzweigte und mit Sekundärköpfchen versehene Conidienträger als eine sehr prägnante Wuchsform (Abb. 2d, e). Diese Sekundärköpfchen tragen ihrerseits wieder funktionstüchtige Sterigmen und in

besonderen Fällen können auch diese auswachsen und zu Conidienträgern 3. Ordnung werden (Abb. 4 u. 5). Unter bestimmten Bedingungen erfahren praktisch alle Conidienträger die Umbildung zu dieser regelmäßig verzweigten Form (in den Tabellen mit $+++$ gekennzeichnet). Die Conidienbildung setzt auch an diesen verzweigten Conidienträgern in der üblichen Art und Weise ein. Ältere Kolonien sind dann in der für *A. repens* charakteristischen gelbgrünen Farbe gefärbt. Die Conidien selber sind aber gegenüber denen der Normalform etwas vergrößert.

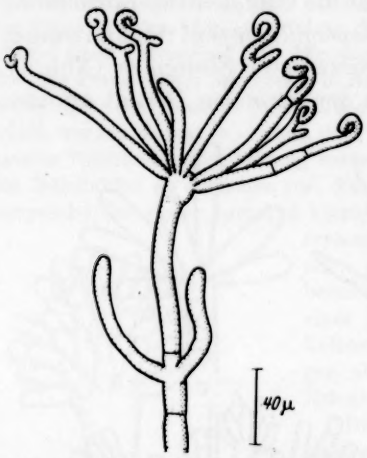


Abb. 3. Conidienträger von *Aspergillus repens*, dessen proliferierte Sterigmen Ascogone tragen

2. Unregelmäßige Verzweigungen. Der Conidienträgerstiel von *Aspergillus* ist im Normalfall ungegliedert und unverzweigt. Innerhalb der *glaucus*-Gruppe sind jedoch auch septierte beobachtet worden (THOM und RAPER 1951, S. 17). Die hier untersuchten Stämme lassen ebenfalls häufig Querwände, besonders unmittelbar unterhalb der Endblase, erkennen. Unter Ein-

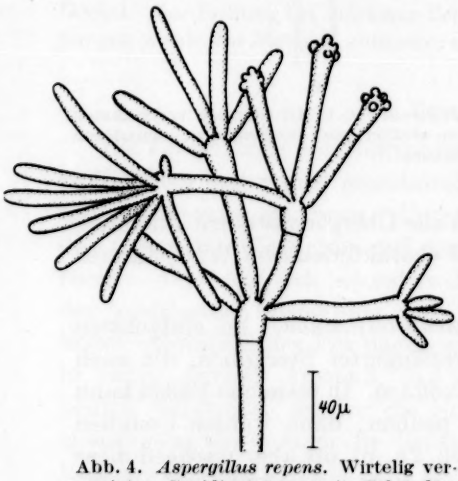


Abb. 4. *Aspergillus repens*. Wirtelig verzweigter Conidienträger mit Sekundär- und Tertiärköpfchen

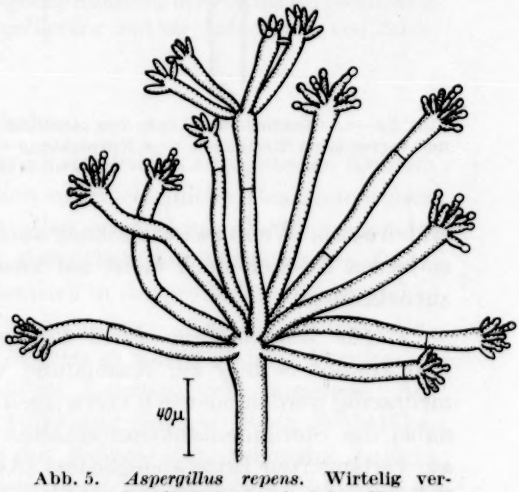


Abb. 5. *Aspergillus repens*. Wirtelig verzweigter Conidienträger mit Sekundär- und Tertiärköpfchen

fluß bestimmter unten genannter Faktoren kann es jedoch zur Ausbildung stark verzweigter Formen kommen, die in einigen Fällen noch den eigentlichen Ort des Conidienträgerköpfchens erkennen lassen. Manche dieser verzweigten Hyphen sind sicher auf Sterigmenproli-

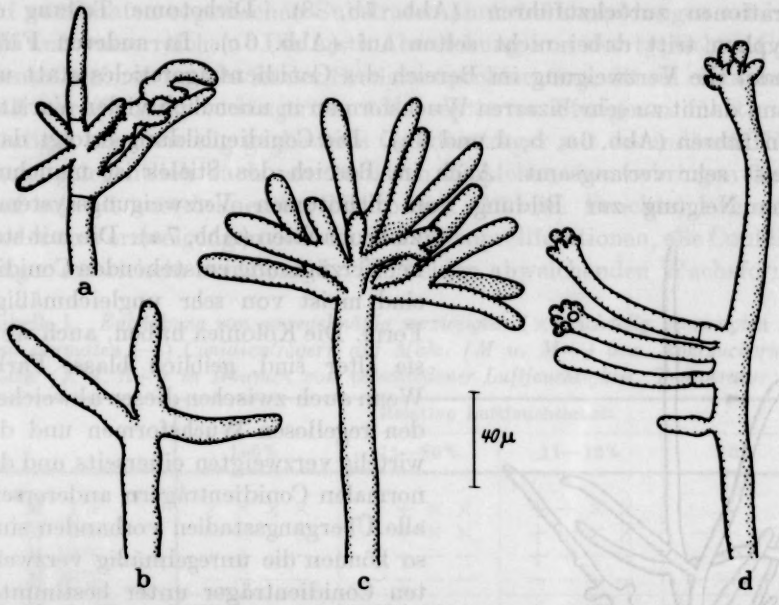


Abb. 6a—d. Unregelmäßig verzweigte Conidienträger von *Aspergillus repens*. a, b Junge Stadien. c Dichotome Verzweigung am Ende eines Conidienträgerstieles. d Seitliche Verzweigung

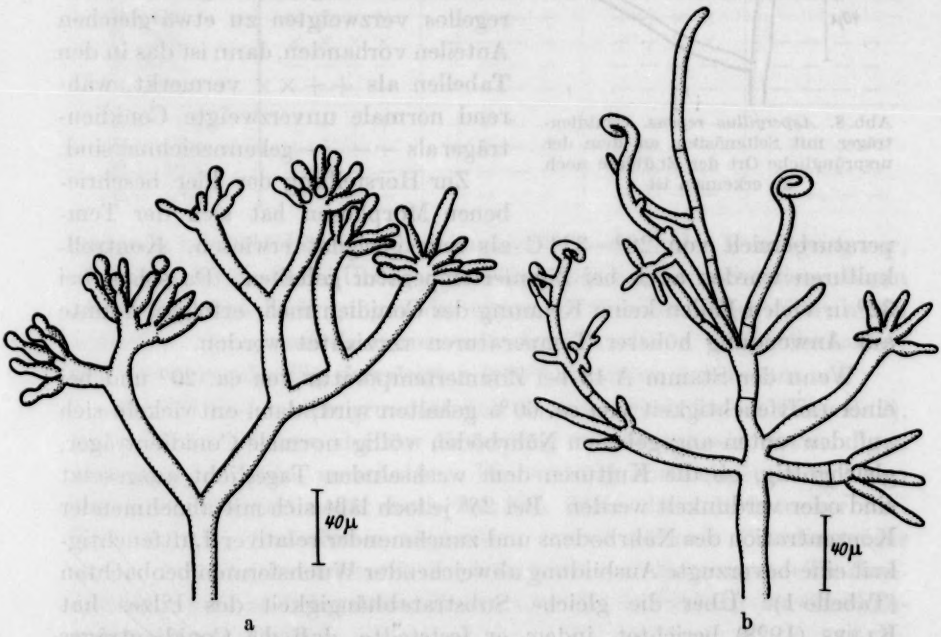


Abb. 7a u. b. *Aspergillus repens*. a Dichotom verzweigter Conidienträger. b Verzweigter Conidienträger mit Sterigmen und Ascogonen

ferationen zurückzuführen (Abb. 7b, 8). Dichotome Teilung der Hyphen tritt dabei nicht selten auf (Abb. 6c). In anderen Fällen findet die Verzweigung im Bereich des Conidienträgerstieles statt und kann damit zu sehr bizarren Wuchsformen in unendlich vielen Variationen führen (Abb. 6a, b, d und 7a). Die Conidienbildung erfolgt dann meist sehr verlangsamt. Auch im Bereich des Stieles ist manchmal eine Neigung zur Bildung von dichotomen Verzweigungssystemen zu beobachten (Abb. 7a). Die mit starker Verzögerung entstehenden Conidien sind meist von sehr ungleichmäßiger Form. Die Kolonien haben, auch wenn sie älter sind, gelblich blasse Farbe. Wenn auch zwischen diesen abweichenden regellosen Wuchsformen und den wirtelig verzweigten einerseits und den normalen Conidienträgern andererseits alle Übergangsstadien vorhanden sind, so können die unregelmäßig verzweigten Conidienträger unter bestimmten Bedingungen doch stark dominieren (in den Tabellen als $\times\times\times\times$ bezeichnet). Sind die wirtelig verzweigten und die regellos verzweigten zu etwa gleichen Anteilen vorhanden, dann ist das in den Tabellen als $++\times\times$ vermerkt, während normale unverzweigte Conidienträger als $----$ gekennzeichnet sind.

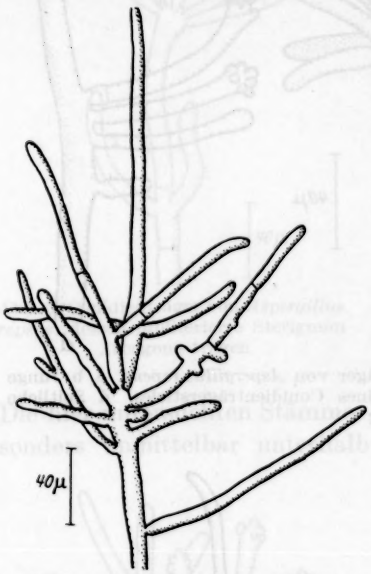


Abb. 8. *Aspergillus repens*. Conidienträger mit Seitenästen, an dem der ursprüngliche Ort der Endblase noch zu erkennen ist

Zur Herstellung der hier beschriebenen Morphosen hat sich der Temperaturbereich von 28°—32° C als sehr geeignet erwiesen. Kontrollkulturen wurden auch bei Zimmertemperatur gehalten. Da schon bei 32° in vielen Fällen keine Keimung der Conidien mehr erfolgte, konnte auf Anwendung höherer Temperaturen verzichtet werden.

Wenn der Stamm A 48 bei Zimmertemperatur von ca. 20° und bei einer Luftfeuchtigkeit von ca. 60% gehalten wird, dann entwickeln sich auf den unten angegebenen Nährböden völlig normale Conidienträger, gleichgültig, ob die Kulturen dem wechselnden Tageslicht ausgesetzt sind oder verdunkelt werden. Bei *28°* jedoch läßt sich mit abnehmender Konzentration des Nährbodens und zunehmender relativer Luftfeuchtigkeit eine bevorzugte Ausbildung abweichender Wuchsformen beobachten (Tabelle 1). Über die gleiche Substratabhängigkeit des Pilzes hat KLEBS (1928) berichtet, indem er feststellte, daß die Conidienträger

auf verdünnten organischen Substraten ähnliche Umbildungen erfahren wie auf wasserreichen. Die erste Abweichung von der typischen Conidienträgerform besteht in der Sterigmenproliferation, die im einfachsten Fall zur Bildung verlängerter, teils septierter Sterigmen führt, weit häufiger aber wirtelig gegliederte Conidienträger mit sekundären Köpfchen, gelegentlich auch mit tertiären Köpfchen hervorbringen kann. Auf schnell austrocknenden Nährböden (3% rel. Feuchte) kommt es weder zu Verzweigungen noch zu Sterigmenproliferationen, alle Conidienträger entwickeln sich normal. Die beiden abweichenden Wuchsformen

Tabelle 1. *Entstehung von unregelmäßig verzweigten* (×), *wirtelig verzweigten* (+) *und normalen* (—) *Conidienträgern auf Malz- (M u. M+) bzw. Rohrzuckernährböden (R u. R+) in Räumen von verschiedener Luftfeuchtigkeit. Temperatur: 28°*

	Relative Luftfeuchtigkeit			
	100%	75—80%	11—12%	3%
M 1%	× × × ×	+ + × ×	+ + × ×	
M 3%	× × × ×	+ + × ×	+ + × ×	— — — —
M 10%	+ + — —	+ — — —	+ + — —	— — — —
M 20%	— — — —	— — — —	— — — —	— — — —
M+ 1%	+ × × ×	+ + + +	+ + + ×	
M+ 3%	+ × × ×	+ + + +	+ + + ×	— — — —
M+ 10%	+ + — —	+ + — —	— — — —	— — — —
M+ 20%	— — — —	— — — —	— — — —	— — — —
R 1%	× × × ×	+ + — —	+ + × ×	
R 3%	× × × ×	+ — — —	+ + × ×	— — — —
R 10%	— — — —	— — — —	— — — —	— — — —
R 20%	— — — —	— — — —	— — — —	— — — —
R+ 1%	+ + + +	+ + — —	+ + — —	
R+ 3%	+ + + +	+ + — —	+ + — —	— — — —
R+ 10%	+ + — —	— — — —	+ — — —	— — — —
R+ 20%	— — — —	— — — —	— — — —	— — — —

kommen bei 28° C häufig nebeneinander in wechselnder Beteiligung vor, sind auch durch allerlei Übergangsstadien miteinander verbunden. Wenn unter manchen Bedingungen die normalen Conidienträger nicht allein auftreten, dann sind sie immer mit der Wirtelform vergesellschaftet; mit den unregelmäßig verzweigten treten sie selten gemeinsam auf.

Bei *30°* finden sich grundsätzlich ähnliche Verhältnisse (Tabelle 2), nur sind die Grenzen der zur Erzeugung von Morphosen notwendigen Bedingungen leicht verschoben. Die wirtelig verzweigten Morphosen kommen vereinzelt sogar noch bei 20% Malz- bzw. Rohrzucker vor. Von wenigen Ausnahmen abgesehen, treten normale Conidienträger auch nur auf diesen konzentrierten Nährböden auf. Bei extremer Trockenheit ist jedoch auch bei dieser Temperatur die Ausbildung der Conidienträger immer normal.

Tabelle 2. *Entstehung von unregelmäßig verzweigten (×), wirtelig verzweigten (+) und normalen (—) Conidienträgern auf Malz- (M u. M+) bzw. Rohrzuckernährböden (R u. R+) in Räumen von verschiedener Luftfeuchtigkeit. Temperatur: 30°*

	Relative Luftfeuchtigkeit			
	100%	45—54%	11—12%	3%
M 1%	× × × ×	× × × ×	× × × ×	
M 3%	× × × ×	× × × ×	× × × ×	— — — —
M 10%	+ + + +	+ + + +	+ + × ×	— — — —
M 20%	+ — — —	+ — — —	+ — — —	— — — —
M+ 1%	× × × ×	× × × ×	× × × ×	
M+ 3%	× × × ×	× × × ×	× × × ×	— — — —
M+ 10%	+ + + +	+ + + +	+ + + +	— — — —
M+ 20%	+ + + +	+ — — —	+ + — —	— — — —
R 1%	× × × ×	× × × ×	× × × ×	
R 3%	× × × ×	× × × ×	+ × × ×	— — — —
R 10%	+ + + —	+ + × ×	+ + × ×	— — — —
R 20%	+ — — —	+ — — —	— — — —	— — — —
R+ 1%	× × × ×	+ + + +	+ × × ×	
R+ 3%	× × × ×	+ + + +	+ + + ×	— — — —
R+ 10%	+ + + —	+ + — —	+ + + —	— — — —
R+ 20%	+ — — —	— — — —	— — — —	— — — —

Tabelle 3. *Entstehung von unregelmäßig verzweigten (×), wirtelig verzweigten (+) und normalen (—) Conidienträgern auf Malz- (M u. M+) und Rohrzuckernährböden (R u. R+) in Räumen von verschiedener relativer Luftfeuchtigkeit. Temperatur 32°*

	Relative Luftfeuchtigkeit			
	100%	70%	10—11%	3%
M 1%	nicht gekeimt	nicht gekeimt	nicht gekeimt	+ + × ×
M 3%				
M 10%		× × × ×	× × × ×	+ — — —
M 20%	(— — — —)	+ + — —	+ + × ×	— — — —
M+ 1%	nicht gekeimt	nicht gekeimt		
M+ 3%		× × × ×	nicht gekeimt	+ + × ×
M+ 10%		× × × ×	× × × ×	+ — — —
M+ 20%	(— — — —)	+ + + —	+ + + +	— — — —
R 1%	nicht gekeimt	nicht gekeimt	nicht gekeimt	+ + × ×
R 3%				
R 10%			+ + × —	+ × — —
R 20%	(× — — —)	+ + + —	+ + × —	— — — —
R+ 1%	nicht gekeimt	nicht gekeimt	nicht gekeimt	+ + × ×
R+ 3%				
R+ 10%	× — — —	× × × ×	+ + — —	+ + × —
R+ 20%	(× — — —)	+ + × —	— — — —	— — — —

Nur auf stärker konzentrierten Nährböden und bei geringer Luftfeuchtigkeit können bei *32°* Conidien und Ascosporen auskeimen (Tabelle 3). In allen Fällen jedoch, in denen keine Keimung zustande kommt,

sind die Conidien stark aufgequollen und geplatzt, so daß mit einer Keimung auch zu einem späteren Termin nicht gerechnet werden darf. Von den 6 Versuchsserien, die unter diesen Bedingungen kontrolliert wurden, waren die Ergebnisse bei 100% rel. Feuchte schlecht reproduzierbar. Der Organismus zeigte in seinem Wachstum eine sehr große Labilität. Aus bisher unbekannten Gründen traten in einigen Serien auf 20% Malz- bzw. Rohrzuckeragar normale und in anderen verzweigte Conidienträger auf. Auffällig ist außerdem, daß unter gleichen Bedingungen alle 3 Wuchsformen nebeneinander erscheinen können. Bei dieser Temperatur muß die Bereitschaft zur Bildung von Morphosen besonders groß sein, da nur in wenigen Fällen reine Rasen normaler Conidienträger beobachtet werden konnten, und nur in diesem Temperaturbereich auch bei 3% rel. Luftfeuchtigkeit abweichende Wuchsformen auftreten.

In den Flüssigkeitskulturen verhält sich der Pilz grundsätzlich gleich. Auch bei ihnen sind die morphologischen Veränderungen am Conidienträger von *Aspergillus* unter den gleichen Bedingungen zu erzielen wie auf festen Nährböden. Ebenso sind die oben erwähnten unterschiedlichen Reaktionsweisen auf das Maltzin- bzw. auf das Rohrzuckersubstrat festzustellen. Die Neigung zur Ausbildung submerser Conidienträger tritt wiederum nur im Rohrzuckermedium zutage.

Diskussion

Die oben mitgeteilten Befunde zeigen, daß die normale Ausbildung des Conidienträgers von *A. repens* verhältnismäßig leicht gestört werden kann. So rufen bereits minimale Veränderungen des Nährbodens, der Temperatur und der Luftfeuchtigkeit einen morphogenen Effekt hervor. Die geringste Abänderung besteht in einer Verlängerung der Sterigmen. Es kommt damit zu einem gesteigerten Wachstum an Orten, die auch bei normalem Ablauf sekundäre Wachstumsprozesse gezeigt hätten und vielleicht von vornherein erhöhte Wanddehnbarkeit besitzen. Während aber im Normalfall funktionell differenzierte Hyphen von meist 4—10 μ Länge entstanden wären, führt das gesteigerte Wachstum zu Proliferationen von 100 μ und mehr. Die stärkere Neigung zum Membranlängenwachstum kann sich unter diesen Bedingungen nur an vermutlich präformierten und genetisch festgelegten Orten auswirken; die Endblase und der basale Teil des Conidienträgers sind in der üblichen Weise ausgebildet. Die Zahl der auswachsenden Proliferationen ist meistens geringer als die Zahl der am normalen Conidienträger inserierten Sterigmen. Sind nur wenige Proliferationen vorhanden, dann haben diese eine größere Länge. Sind viele vorhanden, dann ist die Wachstumskapazität auch früher erschöpft und sie bleiben kürzer. In den meisten Fällen scheinen diese Auswüchse nun in gleicher Weise determiniert zu bleiben wie der ursprüngliche Conidienträger. Sie haben

begrenztes Wachstum und entwickeln terminale Blasen, die ihrerseits wieder funktionstüchtige Sterigmen abgliedern. Es kann vereinzelt aber auch eine Umdeterminierung auftreten, und dann erscheinen an den Proliferationen statt der Sekundärköpfchen Ascogone. Obwohl die zur Bildung von Morphosen führenden Bedingungen von Anfang an gegeben sind, finden sich erst bei der Sterigmenbildung labile Angriffspunkte in der Zellwand, und daher setzen die Veränderungen erst relativ spät ein und bringen den wirtelig verzweigten Conidienträger mit funktionstüchtigen Sekundärköpfchen hervor.

Durch eine stärkere Dosierung der morphotisch wirksamen Faktoren sind die gesamten Zellwandbezirke der Hyphen oberhalb des Substrates labil geworden. An allen Orten sind jetzt die Möglichkeiten zu Auswüchsen gegeben. Deshalb können die oben beschriebenen unregelmäßig verzweigten Conidienträger entstehen. Manchmal ist dabei noch die ursprüngliche Gestalt des Conidienträgers zu erkennen, und dann findet man wieder die Endblase als bevorzugten Ort für die Bildung von Verzweigungen.

Als recht starke Dosis wirkt die Temperatur von 32°. Wenn es hier meistens nicht zur Keimung von Conidien und Ascosporen kommt, dann läßt sich diese Tatsache ohne Zwang den übrigen Beobachtungen zuordnen. Da innerhalb der anderen Temperaturbereiche mit steigender Dosierung ein immer früheres Auftreten der zur Morphosebildung notwendigen labilen Orte vermerkt werden kann, läßt sich das starke Quellen und Platzen der Conidien bei 32° vielleicht als extrem früh auftretende Labilität in der Membran deuten, die vermutlich mit einer erhöhten Wanddehnbarkeit zusammenhängt. Das Platzen kann verhindert werden: 1. Durch Verwendung von konzentrierteren Nährböden, 2. in Räumen von geringerer Luftfeuchtigkeit, 3. bei niedrigeren Temperaturen. Das Platzen unterbleibt also, wenn die gleichen Bedingungen geboten werden, unter denen auch die Bildung der Morphosen eingeschränkt ist. Es wäre von Interesse zu erfahren, wie sich Mycelien verhalten, die bei niedrigen Temperaturen ausgewachsen sind und dann in feuchte Räume von 32° überführt werden.

Aus diesen Beobachtungen, die zunächst noch informatorischen Wert haben, ergeben sich weitere Ansatzpunkte zur Prüfung partieller Fragen, die das Wachstum von Pilzmembranen betreffen. Interessante Beziehungen scheinen zwischen dem normalen Wachstum von Hyphen und dem Wachstum von Conidienmembran bei der Keimung zu bestehen. Es könnte bei diesem Objekt lohnend sein, auch die Keimungsphysiologie von Conidien und Ascosporen vergleichend zu untersuchen. Bei den hier dargestellten Versuchen ist immer ein Gemisch von Conidien und Ascosporen ausgesät worden; auf Einzelheiten des Keimungsvorganges wurde dabei nicht geachtet.

Füs systematische Fragen ist es wichtig, etwas mehr über die Variationsbreite der Conidiengröße zu erfahren. Nach den bisherigen Beobachtungen werden die Conidien größer, wenn die zur Morphose führenden Bedingungen geboten werden. Sie können dabei ein mehrfaches ihrer normalen Länge (= 5—6,5 μ nach THOM und RAPER) erreichen und auch bedeutend mehr Zellkerne bekommen. Im Extrem finden sich dann alle Übergänge bis zur Entstehung vegetativer Hyphen. Über die Modifizierbarkeit der Conidiengröße soll in einer gesonderten Mitteilung berichtet werden.

Bei den bisherigen Versuchen ist es sehr unbefriedigend, daß der Hydratur-Faktor so wenig exakt kontrolliert werden kann. Diesem Mangel könnte durch Verwendung einer anderen Methodik, etwa der von WALTER (1924), abgeholfen werden. Die Neigung zur Bildung submerser Conidienträger auf rohrzuckerhaltigem Agar wird es vielleicht in Zukunft erlauben, etwas genauere Angaben über die zur Sterigmenproliferation notwendigen Bedingungen zu machen. Das Medium, in dem solche Morphosen auftreten, könnte dann viel exakter definiert werden, als es bei einem Raum über einem sich ständig verändernden Nährboden möglich ist. *Aspergillus amstelodami*, der unter den hier gegebenen Bedingungen emers niemals Proliferationen zeigt, führt sie innerhalb des Substrates regelmäßig dann aus, wenn die Rohrzuckerkonzentration bei etwa 3% liegt.

Daß *Aspergillus repens* ein relativ xerophiler Pilz ist, haben WALTER (1924) und STILLE (1950) festgestellt. Es ist daher gut verständlich, wenn Änderungen in der Hydratur so starke Effekte haben können. Wenn in den Mischkulturen von *Mucor* oder *Rhizopus* mit *Aspergillus flavus* der letzte corymbös verzweigte Conidienträger ausbildet (BLOCHWITZ 1925), dann mag auch diese Tatsache mit einer lokal erhöhten Luftfeuchtigkeit durch Wasserausscheidung der Mucorineen zu erklären sein. Ähnlich lassen sich vielleicht auch die oben angeführten, von anderen Autoren gelegentlich beobachteten Morphosen von *Aspergillus* durch ein innerhalb des Pilzrasens besonderes Feuchtigkeitsklima deuten.

Zusammenfassung

Unter Einwirkung erhöhter Luftfeuchtigkeit, erhöhter Temperatur oder durch erniedrigte Kohlenhydratkonzentration des Nährbodens läßt sich am Conidienträger von *Aspergillus repens* abnormes Membranwachstum erzeugen. Bei geringer Dosierung dieser Faktoren entstehen statt der Sterigmen, die im Normalfall begrenztes Längenwachstum aufweisen, lange Schläuche, die an ihrem Ende Sekundärköpfchen mit funktionstüchtigen Sterigmen tragen. Damit erweist sich die Membran am Orte der Sterigmenbildung als labil, so daß hier Angriffspunkte zur Bildung von Morphosen gegeben sind. Nach Einwirkung einer

erhöhten Dosis wird die gesamte Membran des Conidienträgers labil, so daß Auswüchse und Verzweigungen an allen Orten möglich sind.

Literatur

BARY, A. DE: Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze. Frankfurt 1864—1870. — BLOCHWITZ, A.: Entstehung von *Aspergillus*-Varietäten mit verzweigten Conidienträgern. Ber. dtsch. bot. Ges. **43**, 105—108 (1925). — FRESENIUS, G.: Beiträge zur Mykologie. Frankfurt 1850—1863. — KLEBS, G.: Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1928. — SMITH, G.: Two new species of *Aspergillus*. Brit. Mycol. Soc. Trans. **26**, 24—27 (1943). — STILLE, B.: Die Sporenkeimung von *Aspergillus glaucus* in Abhängigkeit von Temperatur und relativer Luftfeuchtigkeit. Arch. Mikrobiol. **14**, 108—112 (1950). — THIELKE, CH.: Über Morphosen bei *Aspergillus*. Naturwissenschaften **44**, 521—522 (1957). — THOM, C., and K. B. RAPER: A manual of the *Aspergilli*. Baltimore 1945. — WALDERDORFF, M. v.: Über Kultur von Pollenschläuchen und Pilzmycelien auf festem Substrat bei verschiedener Luftfeuchtigkeit. Bot .Arch. **6**, 84—110 (1924). — WALTER, H.: Plasmaquellung und Wachstum. Z. Bot. **16**, 353—417 (1924). — WILHELM, K. A.: Beiträge zur Kenntnis der Pilzgattung *Aspergillus*. Diss. Straßburg 1877. — YUILL, E., and J. L. YUILL: *Cladosarum olivaceum*, a new Hyphomycete. Brit. Mycol. Soc. Trans. **22**, 194—200 (1938).

Dozent Dr. CHARLOTTE THIELKE,
Pflanzenphysiologisches Institut der Freien Universität Berlin,
Berlin-Dahlem, Königin-Luise-Straße 1—3

Planta, Bd. 51, S. 321—328 (1958)

Aus dem Botanischen Institut der Universität München

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DEN WUCHSSTOFF-OXYDASE-HAUSHALT DER OENOTHEREN-MUTANTEN HELIX UND NANELLA*

Von

PETER CHROMETZKA

(Eingegangen am 31. Januar 1958)

I. Einleitung

Die von RENNER (1953) beschriebene *Oenotheren*-Mutante *helix* gibt nach unseren Untersuchungen (CHROMETZKA 1955) mehr Wuchsstoff ab als die Normalform. Bis zum Beginn der Blütenbildung läßt sich der höhere Wuchsstoffgehalt bei der *helix*-Mutante nachweisen, und im Laufe der Wachstumsperiode führt er zu starken Wuchsstörungen, vereinzelt sogar bis zum frühzeitigen Absterben der Pflanzen.

Es war bislang ungeklärt, ob der hohe Wuchsstoffspiegel der *helix*-Mutante auf einer Überproduktion an Auxin beruht oder auf dem Fehlen einer Wuchsstoff-Oxydase.

Durch zahlreiche Veröffentlichungen, die wir bereits in unserer früheren Arbeit (1955) besprochen haben, sind sowohl Pflanzen bekannt geworden, die mehr Wuchsstoff erzeugen als eine nahe verwandte Vergleichspflanze, aber es fehlt auch nicht an Beispielen für den Nachweis einer wuchsstoffzerstörenden Oxydase. Wenn diese Oxydase zu wenig gebildet wird oder gar fehlt, dann kann es in der Pflanze ebenfalls zu einem Ansteigen des Wuchsstoffspiegels kommen.

Wir versuchten in den Jahren 1955 und 1956 an einem umfangreichen Material diese Fragen bei der *helix*-Mutante zu klären und untersuchten auch eine weitere *Oenotheren*-Mutante, die immer wieder, besonders aus der *Nn-Lamarckiana* herausspaltende Zwergform *nanella*. Die *nanella* war uns im Gegensatz zur *helix*-Mutante durch eine besonders geringe Wuchsstoffabgabe aufgefallen, und durch eine Arbeit von v. OVERBEEK (1938) wurden wir darauf aufmerksam gemacht, daß die *nana*-Rassen beim *Mais* mehr Wuchsstoff zerstören als die normalen, woraus ihre niedere, buschige Form resultiert; so galt es zu klären, ob sich die *nanella*-Mutante ähnlich verhielt.

* Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. O. RENNER zum 75. Geburtstag gewidmet.

II. Material und Methode

Für unsere Versuche standen uns aus den Kulturen von Herrn Prof. RENNER neben der *Z-amphivelutina helix* und der Normalform auch die von uns erneut hergestellte *Lamarckiana helix* zur Verfügung; ferner verwendeten wir die *Nn-Lamarckiana* und die aus dieser herausspaltende Zwergform *nanella*.

Wie Untersuchungen zeigten, gibt die *Z-amphivelutina helix* weitaus am meisten Wuchsstoff von allen hergestellten *helix*-Verbindungen ab (unveröffentlicht). Daher wählten wir für unsere Untersuchungen diese Form, um auch statistisch auswertbare Ergebnisse zu bekommen.

Die Bestimmung des Wuchsstoffgehaltes führten wir wiederum nach dem Test von WENT (1929) aus, wie wir es schon beschrieben haben (1955). Zur statistischen Sicherung nahe beieinanderliegender Vergleichswerte benutzten wir den *t*-Test nach WEBER (1949).

Über die Methode einiger colorimetrischer Untersuchungen mit dem Salkowski-Reagens berichten wir bei deren Erwähnung.

III. Das Wuchsstoff-Oxydase-Verhältnis der *helix*-Mutante

In unserer ersten Arbeit (1955) konnten wir zeigen, daß die *helix*-Mutante in den ersten Schossungstagen am meisten Wuchsstoff abgibt, sich danach aber bis zum Beginn der Blütenbildung an die Normalform angleicht. Es tauchte daher die Frage auf, ob dieser hohe Wuchsstoffspiegel in der Pflanze auf einer stärkeren Erzeugung des Wuchsstoffes beruht, oder ob eine Oxydase fehlt, die normalerweise den Wuchsstoffhaushalt regelt.

Wir versuchten diese Frage auf zwei Wegen zu klären:

1. Stengel- und Blatteilen der *helix*-Mutante und der Normalform wurden indolylessigsäurehaltige Agarblöckchen aufgesetzt und deren Krümmungseffekt an Haferkoleoptilen vor dem Aufsetzen und nach der Wegnahme bestimmt.

2. In 10^{-5} molare IES-Lösung legten wir Blattgewebe von *helix* und von normal ein und bestimmten nach $^3/_4$ Std colorimetrisch die vorhandene Wuchsstoffmenge.

1. Versuche zur Bestimmung der Oxydase in Stengelteilen. *a) Junge Pflanzen.* Mit diesen Versuchen begannen wir, als die Pflanzen im Freiland gerade zu schossen anfingen. Die Stengelspitze wurde zu diesem Zeitpunkt 1 cm unter dem Vegetationspunkt abgeschnitten und auf deren Schnittfläche eines unserer Agarblöckchen gelegt, das vorher mindestens 1 Std in einer 10^{-5} molaren Indolylessigsäure gelegen hatte. Das Blöckchen verblieb auf der Stengelspitze $^5/_4$ Std; danach wurde es an die dekapitierte Koleoptile mit einer Gelatinelösung angeklebt. Nach weiteren $^9/_4$ Std wurde die Krümmung der Haferkoleoptilen gemessen. Die in den Tabellen angegebenen Werte stellen die Krümmungswerte der Koleoptilen in Bogengraden dar. Gleichzeitig testeten wir auch Blöckchen, die direkt aus der 10^{-5} molaren IES-Lösung auf Haferkoleoptilen gesetzt wurden. Diese Versuche zeigen (Tabelle 1),

daß zwischen dem Wuchsstoffgehalt der Blöckchen, der sich nach dem Verweilen auf den Stengelspitzen von *helix* und normal in ihnen noch nachweisen läßt, kein Unterschied besteht: beide zerstören gleichviel Wuchsstoff.

Tabelle 1

Tag des Testes $n = x$	10^{-5} IES $^5/_4$ Std auf Z-amphi-velutina helix	10^{-5} IES $^5/_4$ Std auf Z-amphi-velutina normal	10^{-5} IES $^5/_4$ Std auf Lamarckiana helix	10^{-5} IES $^5/_4$ Std auf Lamarckiana normal	10^{-5} IES	IES höhere Konzentration
12. 6. 56 $n = 10$	$15{,}0 \pm 0{,}32$	$15{,}3 \pm 0{,}36$	—	—	$19{,}4 \pm 0{,}42$	$27{,}6 \pm 0{,}33$*
14. 6. 56 $n = 10$	$17{,}1 \pm 0{,}45$	$17{,}7 \pm 0{,}64$	—	—	$22{,}3 \pm 0{,}27$	$11{,}0 \pm 0{,}71$**
25. 6. 56 $n = 9$	$20{,}5 \pm 0{,}46$	$20{,}1 \pm 0{,}49$	$20{,}3 \pm 0{,}55$	$20{,}8 \pm 0{,}31$	$21{,}4 \pm 0{,}51$	—
26. 6. 56 $n = 7$	$22{,}5 \pm 0{,}66$	$22{,}4 \pm 0{,}35$	$22{,}3 \pm 0{,}38$	$23{,}1 \pm 0{,}25$	$25{,}5 \pm 0{,}45$	—
27. 6. 56 $n = 13$	$20{,}2 \pm 0{,}26$	$20{,}1 \pm 0{,}26$	$20{,}2 \pm 0{,}41$	—	$25{,}3 \pm 0{,}40$	—
28. 6. 56 $n = 14$	$19{,}2 \pm 0{,}30$	$19{,}4 \pm 0{,}28$	$19{,}7 \pm 0{,}28$	—	$25{,}7 \pm 0{,}28$	—
Gesamt-mittel:	$19{,}1 \pm 1{,}04$	$19{,}1 \pm 0{,}29$	$20{,}6 \pm 0{,}59$	$21{,}8 \pm 0{,}37$	$23{,}2 \pm 0{,}33$	

*5×10^{-5} molare Lösung; **10^{-4} molare Lösung.

Bei einigen Untersuchungen verwendeten wir neben der *Z-amphivelutina helix* auch *Lamarckiana helix* und *Lamarckiana* normal; auch diese unterscheiden sich nicht in der Wuchsstoffzerstörung, und ebensowenig *Z-amphivelutina* normal und *Lamarckiana* normal.

Da wir zunächst vermuteten, daß aus den Stengelspitzen ein Wuchsstoff in die Agarblöckchen diffundieren könne, testeten wir anfangs eine höhere Wuchsstoffkonzentration neben der 10^{-5} molaren mit. Diese Vermutung bestätigte sich jedoch nicht, denn eine 5×10^{-5} molare Heteroauxinlösung bewirkt schon eine Krümmung von 27,6°, während die 10^{-5} molare Lösung, nachdem sie $^5/_4$ Std auf den Stengelspitzen der zu untersuchenden Pflanzen verblieben war, nur noch eine Krümmung der Haferkoleoptilen von 15° bis zu 20° verursachte. Eine 10^{-4} molare Lösung ließ die Koleoptilen sich nur noch um 11° krümmen; diese Konzentration hemmte bereits das Wachstum wieder.

Ein längeres Verbleiben der Wuchsstoffblöckchen auf den Stengelteilen bewirkt keine stärkere Zerstörung der Indolylessigsäure, wie aus den Testen vom 27. 6. und 28. 6. ersichtlich ist, bei denen die Blöckchen statt $^5/_4$ Std $^8/_4$ Std der Oxydase ausgesetzt wurden.

b) Ältere Pflanzen. Stehen die Pflanzen kurz vor dem Öffnen der ersten Blüte, dann zerstören sie nicht mehr so viel Wuchsstoff wie junge Pflanzen (Tabelle 2).

Zu diesem Zeitpunkt ist aber auch der Wuchsstoffgehalt der Pflanze beträchtlich abgesunken (vgl. CHROMETZKA 1955, Tabelle 5, S. 282); hier gehen wir wohl nicht fehl mit der Erklärung, daß mit dem Sinken des Wuchsstoffspiegels in der Pflanze auch der Oxydasegehalt nachläßt (vgl. GALSTON u. DALBERG 1954).

Tabelle 2

Tag des Testes $n = x$	10^{-5} IES $^5/_4$ Std auf Z-amphi-velutina helix	10^{-5} IES $^5/_4$ Std auf Z-amphi-velutina normal	IES 10^{-5} molar
31. 7. 56 $n = 6$	$19{,}2 \pm 0{,}44$	$20{,}2 \pm 0{,}31$	$22{,}4 \pm 0{,}28$
1. 8. 56 $n = 9$	$19{,}2 \pm 0{,}29$	$19{,}8 \pm 0{,}21$	$22{,}8 \pm 0{,}21$
2. 8. 56 $n = 7$	$20{,}8 \pm 0{,}46$	$19{,}3 \pm 0{,}54$	$21{,}3 \pm 0{,}11$
Gesamtmittel:	$19{,}7 \pm 0{,}17$	$19{,}8 \pm 0{,}08$	$22{,}1 \pm 0{,}44$

c) Blätter. Zu gleichen Ergebnissen kamen wir, wenn wir statt der Stengelspitzen Blattnervenstücke auf wuchsstoffhaltige Agarblöckchen setzten; die 1 cm langen Blattnervenstücke entnahmen wir am Ende des Blattstieles zur Spreite hin; sie wurden invers in feuchte Kammern gestellt und mit einem Agarblöckchen belegt.

Tabelle 3 zeigt, daß auch hier kein Unterschied zwischen *helix* und normal besteht.

Tabelle 3

Tag des Testes $n = x$	10^{-5} IES $^5/_4$ Std auf Z-amphi-velutina helix	10^{-5} IES $^5/_4$ Std auf Z-amphi-velutina normal	IES 10^{-5} molar	IES 5×10^{-5} molar
15. 6. 56 $n = 10$	$17{,}2 \pm 0{,}33$	$17{,}6 \pm 0{,}41$	$22{,}2 \pm 0{,}39$	$29{,}7 \pm 0{,}37$
18. 6. 56 $n = 10$	$18{,}4 \pm 0{,}24$	$18{,}2 \pm 0{,}36$	$23{,}1 \pm 0{,}27$	—
Gesamtmittel:	$17{,}8 \pm 0{,}60$	$17{,}9 \pm 0{,}30$	$22{,}6 \pm 0{,}44$	

2. Versuche zur colorimetrischen Bestimmung der Oxydasewirkung.

Für unsere Versuche benutzten wir ein Lange-Colorimeter Modell VI mit vorgeschaltetem Grünfilter und einer 6 V 5 W-Lampe. Das Gerät wurde mit 220 V Netzspannung betrieben; gemessen wurde bei einer Empfindlichkeit von „100" im Meßbereich von 530 mμ. In Tabelle 4 stellen die Zahlen Extinktionswerte dar.

Nach den Angaben von GALSTON u. DALBERG (1954) legten wir in 5 ml einer 10^{-5} molaren Heteroauxinlösung $^3/_4$ Std lang 400 mg Blattgewebe der zu untersuchenden Pflanzen ein und schüttelten bei 27° C im Dunkeln. Nach dem Dekantieren der überstehenden Lösung fügten wir zu dieser 10 ml Salkowski-Reagens nach GORDON u. WEBER (1951) (Perchlorsäure und Eisen-III-chlorid).

Danach blieb das Gemisch bei 20° C eine Stunde im Dunkeln stehen, und anschließend wurde die Farbtiefe bestimmt. In Tabelle 4 sind die Versuchsergebnisse zusammengefaßt.

Tabelle 4

Test-Nr.	Ausgangskonzentration: 10^{-5}	10^{-5} nach Einlegen von Z-amphivelutina helix	10^{-5} nach Einlegen von Z-amphivelutina normal	10^{-5} nach Einlegen von Lamarckiana normal	10^{-5} nach Einlegen von Lamarckiana nanella
1	0,099	0,079	0,080	0,082	0,060
2	0,093	0,078	0,081	0,080	0,052
3	0,084	0,072	0,075	0,076	0,043
4	0,076	0,058	0,060	0,061	0,039

Aus diesen Versuchen, die vom 12. 6. bis zum 15. 6. 1956 ausgeführt wurden, ist ersichtlich, daß zwischen *helix* und normal kein Unterschied besteht. Die mitgetestete *Lamarckiana nanella* zerstörte indes mehr Wuchsstoff, worauf wir noch eingehen werden.

An Hand einer Eichkurve ergibt sich aus diesen Werten, daß die Konzentration der anfänglich 10^{-5} molaren IES nach dem Einlegen von *Z-amphivelutina helix*, *Z-amphivelutina normal* und *Lamarckiana normal* auf 8×10^{-6} molar abgesunken ist; durch *Lamarckiana nanella* wurde sie auf 6×10^{-6} gesenkt.

IV. Der Wuchsstoffhaushalt der Mutante *Nanella*

Der zwergige, buschige Wuchs dieser Mutante steht dem unverzweigten Riesenwuchs der Mutante *helix* auffällig gegegenüber. Unsere Untersuchungen galten zunächst der Wuchsstoffabgabe der *nanella*. Sie erbrachten, wie Tabelle 5 zeigt, das nicht unerwartete Ergebnis: *nanella*

Tabelle 5

Tag des Testes $n = x$	Wuchsstoffabgabe der Stengelspitze von Lamarckiana normal	Wuchsstoffabgabe der Stengelspitze von Lamarckiana nanella	Wuchsstoffabgabe der Stengelspitze von Lamarckiana helix	IES 10^{-5} molar
23. 6. 56 $n = 10$	$11{,}3 \pm 0{,}17$	$7{,}8 \pm 0{,}26$	$14{,}5 \pm 0{,}13$	$21{,}1 \pm 0{,}44$
25. 6. 56 $n = 10$	$12{,}0 \pm 0{,}22$	$7{,}9 \pm 0{,}31$	$15{,}1 \pm 0{,}54$	$22{,}4 \pm 0{,}43$
Gesamtmittel:	$11{,}6 \pm 0{,}35$	$7{,}8 \pm 0{,}50$	$14{,}8 \pm 0{,}30$	$21{,}7 \pm 0{,}65$

Statistische Sicherung (t-Test):

23. 6. 56: normal gegen *nanella:* $D = 3{,}5$; $\sigma_D = 0{,}098$; $3{,}6\,\sigma_D < D$. normal gegen *helix:* $D = 3{,}2$; $\sigma_D = 0{,}066$; $3{,}4\,\sigma_D < D$ (hier $n = 12$ bei *Lamarckiana helix*).

25. 6. 56: normal gegen *nanella:* $D = 4{,}1$; $\sigma_D = 0{,}082$; $3{,}6\,\sigma_D < D$. normal gegen *helix:* $D = 3{,}1$; $\sigma_D = 0{,}12$; $3{,}6\,\sigma_D < D$. Da das Vielfache von σ_D bei allen Vergleichen jeweils kleiner als D ist, handelt es sich stets um echte Differenzen.

gibt weniger Wuchsstoff an unsere Agarblöckchen ab als die normale *Lamarckiana* und diese wiederum weniger als die *Lamarckiana helix*.

Eine Arbeit von V. OVERBEEK (1938) weist auf die *nana*-Rassen beim Mais hin, die mehr Wuchsstoff zerstören als die normalwüchsigen Maispflanzen. Wir prüften dieses nun auch bei unserer *nanella* und fanden (Tabelle 6), daß die *Lamarckiana nanella* mehr Wuchsstoff zerstören kann als die normale Pflanze und die *helix*-Mutante (s. auch Tabelle 4).

Tabelle 6

Tag des Testes $n = x$	10^{-5} IES $^5/_4$ Std auf Lamarckiana nanella	10^{-5} IES $^5/_4$ Std auf Lamarckiana normal	10^{-5} IES $^5/_4$ Std auf Lamarckiana helix	IES 10^{-5} molar
25. 6. 56 $n = 9$	$15{,}2 \pm 0{,}29$	$20{,}8 \pm 0{,}31$	$20{,}3 \pm 0{,}55$	$21{,}4 \pm 0{,}51$
26. 6. 56 $n = 9$	$17{,}2 \pm 0{,}31$	$23{,}1 \pm 0{,}25$	$22{,}3 \pm 0{,}38$	$25{,}5 \pm 0{,}45$
27. 6. 56 $n = 9$	$17{,}1 \pm 0{,}25$	$22{,}0 \pm 0{,}26$	$22{,}1 \pm 0{,}32$	$24{,}7 \pm 0{,}34$

Statistische Sicherung (t-Test):

25. 6. 56: *nanella* gegen *helix*: $D = 5{,}1$; $\sigma_D = 0{,}23$; $3{,}6\,\sigma_D < D$.
26. 6. 56: *nanella* gegen *helix*: $D = 5{,}1$; $\sigma_D = 0{,}17$; $3{,}6\,\sigma_D < D$.
27. 6. 56: *nanella* gegen *helix*: $D = 5{,}0$; $\sigma_D = 0{,}13$; $3{,}6\,\sigma_D < D$.

Da $3{,}6\,\sigma_D$ jeweils kleiner als D ist, handelt es sich stets um eine echte Differenz.

Die gleiche Frage mußte nun auch an älteren Pflanzen geprüft werden, zu einer Zeit also, da nur noch wenig Wuchsstoff in den Pflanzen nachzuweisen ist. In Tabelle 7 sind diese Versuche zusammengefaßt.

Tabelle 7

Tag des Testes $n = x$	10^{-5} IES $^5/_4$ Std auf Lamarckiana nanella	10^{-5} IES $^5/_4$ Std auf Lamarckiana normal	10^{-5} IES $^5/_4$ Std auf Z-amphi-velutina helix	10^{-5} IES $^5/_4$ Std auf Z-amphi-velutina normal	IES 10^{-5} molar
31. 7. 56 $n = 8$	$19{,}5 \pm 0{,}31$	$20{,}2 \pm 0{,}31$	$19{,}2 \pm 0{,}44$	—	$22{,}4 \pm 0{,}28$
1. 8. 56 $n = 8$	$20{,}0 \pm 0{,}27$	$20{,}0 \pm 0{,}22$	$19{,}2 \pm 0{,}29$	$19{,}8 \pm 0{,}21$	$22{,}8 \pm 0{,}21$
2. 8. 56 $n = 6$	$20{,}3 \pm 0{,}17$	$20{,}5 \pm 0{,}45$	$19{,}3 \pm 0{,}54$	—	$22{,}7 \pm 0{,}11$
Gesamt-mittel:	$19{,}9 \pm 0{,}22$	$20{,}2 \pm 0{,}15$	$19{,}2 \pm 0{,}01$	$19{,}8 \pm 0{,}21$	$22{,}6 \pm 0{,}12$

Diese Versuche zeigen, daß zu einem Zeitpunkt, da die Pflanzen kurz vor dem Öffnen der ersten Blüte stehen, kaum noch eine Zerstörung des

Wuchsstoffes in der Pflanze erfolgt und vor allem, daß nun auch die *nanella*-Mutante nicht mehr in der Lage ist, ihr dargebotenen Wuchsstoff zu zerstören. Auf die Abhängigkeit der Oxydase vom Wuchsstoffspiegel in der Pflanze haben bereits GALSTON u. DALBERG (1954) hingewiesen; diese Autoren fanden, daß der Oxydasegehalt des Gewebes ansteigt, je mehr Auxin ihm geboten wird.

V. Diskussion

Unsere Untersuchungen über den Wuchsstoff-Oxydase-Haushalt der *helix*-Mutante und der Normalform zeigen, daß hierin kein Unterschied besteht: Beide zerstören gleichviel angebotene Indolylessigsäure in der gleichen Zeit. Damit fand eine noch offene Frage (CHROMETZKA 1955) ihre Klärung, ob die Wuchsstoffanomalien der *helix*-Mutante auf einer Überproduktion an Wuchsstoff oder dem Fehlen einer Wuchsstoff-Oxydase beruhen. Alle Versuche sprechen eindeutig dafür, daß die *helix*-Mutante mehr Wuchsstoff erzeugt als die Normalform.

Andererseits konnten wir nachweisen, daß die aus *Oenothera Nn-Lamarckiana* herausspaltende, von DE VRIES (1913) gefundene Mutante *nanella* mehr Wuchsstoff zerstört als die normale *Lamarckiana*.

Das Gen *Hel* bzw. *hel* liegt im Chromosom 3·4 von *velans*, und zwar im 3-Ende distal von *P* (CHROMETZKA 1956), das Gen *N* bzw. *n* liegt ebenfalls in 3·4 von *velans*, aber im 4-Ende (RENNER 1933, S. 245).

Wir gehen wohl nicht fehl, wenn wir das Gen *Hel* (und seine rezessive Mutation *hel*) nach unseren Erfahrungen als mitverantwortlich für die Wuchsstoffproduktion der *Oenotheren* bezeichnen; dagegen ist das Gen *N* (und auch hier die Mutation *n*) wohl an der Regulierung des Oxydasespiegels in der Pflanze beteiligt, also ein Gegenspieler von *Hel* und in seiner Aktivität nicht ganz unabhängig von diesem.

Pflanzen mit *helhel* sind in ihrer Fertilität durch die hohe Wuchsstoffproduktion stark gestört und sterben oft bis zu 50% schon als Keimlinge ab. Pflanzen mit *nn* sind durch die starke Wuchsstoffzerstörung zwergig und kommen dadurch erst sehr spät zur Blüte, da ihnen zum Wachstum nur wenig aktiver Wuchsstoff zur Verfügung steht; dadurch kommt ein großer Prozentsatz der Samen nicht zur Reife, und die Pflanze ist ebenfalls in ihrer Fertilität unterlegen. Interessant verspricht die Verbindung *helhel nn* zu werden; wird sie einen ausgeglichenen Wuchsstoffhaushalt haben?

Beispiele für eine unterschiedliche Wuchsstoffproduktion nahe verwandter Arten haben wir bereits in unserer früheren Veröffentlichung besprochen (1955); dagegen ist uns eine verschieden starke Oxydation von Wuchsstoff bei verwandten Arten nur aus der Arbeit von v. OVERBEEK (1938) über die *nana*-Rassen beim *Mais* bekannt.

Zusammenfassung der wesentlichen Ergebnisse

1. Die Oenotheren-Mutante *helix* zeichnet sich durch eine Überproduktion an Wuchsstoff aus und nicht durch das Fehlen einer Wuchsstoff-Oxydase.

2. Die aus der *Oe. Nn-Lamarckiana* herausspaltende de Vriessche Mutante *nanella*, ausgezeichnet durch zwergigen Wuchs, zerstört mehr Wuchsstoff als die Normalform, ähnlich den *nana*-Rassen beim Mais. Damit erklärt sich die geringe Wuchsstoffabgabe der Mutante *nanella*.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für die Gewährung eines Stipendiums.

Literatur

CHROMETZKA, P.: Zur Kenntnis der Morphologie und des Wuchsstoffverhaltens der *Oenothera hybrida* mut. *helix*. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **87**, 267—297 (1955). — Zur Kenntnis der Lage des Gens *hel* der *Oenothera hybrida* mut. *helix*. Planta (Berl.) **46**, 643—648 (1956). — GALSTON, A. W., and LOTTE Y. DALBERG: The adaptive formation and physiological significance of indoleacetic acid oxidase. Amer. J. Bot. **41**, 373—380 (1954). — GORDON, S. A., and R. P. WEBER: Colorimetric estimation of indoleacetic acid. Plant Physiol. **26**, 192—195 (1951). — OVERBECK, J. v.: Auxin production in seedlings of dwarf maize. Plant Physiol. **13**, 587—598 (1938). — RENNER, O.: Zur Kenntnis der Letalfaktoren und des Koppelungswechsels der *Oenotheren*. Flora (Jena) **127**, 215—250 (1933). — Über *Oenothera hybrida* mut. *helix*. Planta (Berl.) **42**, 30—41 (1953). — VRIES, H. DE: Opera e periodicis collata. Bd. VI u. VII (Abdrucke sämtlicher Arbeiten bis 1925). Utrecht 1920—1927. — WEBER, ERNA: Grundriß der biologischen Statistik, 1. Aufl. Jena 1948. — WENT, F. W.: Wuchsstoff und Wachstum. Rec. Trav. bot. néerl. **25**, 1—116 (1929).

Dr. PETER CHROMETZKA, Hopfenversuchsgut Hüll, Post Wolnzach I Obb.

Planta, Bd. 51, S. 329—377 (1958)

Aus dem Botanischen Institut der Technischen Hochschule Aachen

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE SUBMIKROSKOPISCHE STRUKTUR DER ZELLWÄNDE VON PARENCHYMZELLEN IN STENGELORGANEN UND WURZELN*

Von

ALPHONS THEODOR CZAJA

Mit 29 Textabbildungen

(Eingegangen am 10. Januar 1958)

A. Einleitung

Die hier vorgelegten Untersuchungen wurden eingeleitet auf Grund einer Reihe von Unstimmigkeiten, welche bei der polarisationsmikroskopischen Prüfung der Parenchymgewebe verschiedener Organe zwischen den beobachteten Erscheinungen und den Angaben der Literatur und auch den Definitionen der Lehr- und Handbücher bestehen.

Es ist eine Besonderheit des Parenchyms, daß der *Querschnitt* durch die das Parenchymgewebe enthaltenden Pflanzenorgane, mit Ausnahme vieler Rinden und der Markstrahlen, praktisch immer das gleiche Bild der Zellen zeigt, ob es sich um einen Stengel, Blattstiel, ein Rhizom, eine Wurzel, eine Speicherknolle oder um eine Frucht handelt. Immer bietet sich das bekannte Bild der sehr regelmäßigen, meist sechseckigen Zellen mit Intercellularen. Nur in relativ seltenen Fällen ist einmal eine Querwand zu erkennen. Andererseits bietet nur in relativ wenigen Pflanzenorganen der *Längsschnitt* das gleiche Bild dieser Zellen. In den wenigsten Fällen sind diese Zellen isodiametrisch und ohne morphologische Achse, wie die Definition der Parenchymzelle postuliert.

Nach H. FITTING (Bonner Lehrbuch) kann die Parenchymzelle isodiametrisch oder gestreckt, tonnenförmig oder zylindrisch sein. H. VON GUTTENBERG (2. A. 1952) bezeichnet nur die isodiametrischen Zellgewebe als Parenchym, während Gewebe mit gestreckten Zellen Prosenchyme genannt werden. Nach ULLRICH-ARNOLD (1953) besteht das Parenchym aus mehr oder weniger isodiametrischen Zellen, während die Elemente der Prosenchyme faserartige, beiderseitig zugespitzte Form besitzen. Die Parenchymzellen weisen nach W. TROLL (1948) sehr häufig polyedrische oder prismatische Gestalt auf. „Letztere stellt sich ein, wenn die anfangs rundliche Zelle im Verlauf ihrer Entwicklung ein Streckungswachstum erfährt. Doch können auch in den Dauerzustand eingetretene Parenchymzellen an der isodiametrischen Ausbildung festhalten." Nach FITTING wird das Parenchym auch als Grundgewebe

* OTTO RENNER zum 75. Geburtstag gewidmet.

bezeichnet. Auch W. TROLL verwendet die gleiche Bezeichnung. In ähnlichem Sinne nennen MOLISCH-HÖFLER (6. A. 1954) das Gewebe zwischen Haut- und Stranggewebe auch Grundgewebe, an dessen Aufbau das Parenchym hervorragenden Anteil nimmt. Im nächsten Satz betonen sie aber, daß sich das Grundgewebe aus Parenchym, Sklerenchym, Collenchym, exkret- und sekretführenden Zellen aufbaut.

Für die Parenchymzellen stellt FREY-WYSSLING (1930) eine besondere Art der submikroskopischen Wandstruktur fest, indem er diese Zellen als isodiametrisch und ohne bevorzugte morphologische Achse zugleich mit dünnwandigen Sieb- und Milchröhren zu einer Gruppe von Zellen zusammenfaßt, „die auf der Tangentialaufsicht isotrop, auf dem Querschnitt dagegen deutlich doppelbrechend sind." Dazu die Abb. 15 auf S. 27, welche auch W. J. SCHMIDT (1924) für Parenchymzellen bringt. Zur Erläuterung fährt FREY-WYSSLING (1930, S. 28) fort: „Dies ist offenbar so zu verstehen, daß die Abweichung der Micelle von der Parallelordnung in den Tangentialebenen so groß ist, daß statistisch Isotropie auftritt, während die Projektionen der Micelle auf den Querschnitt einander doch alle parallel laufen, so daß ihre Doppelbrechung zur Geltung kommt."

Durch diese Definition wird die Masse der Parenchymzellen jedoch nicht erfaßt. Es wurden daher an einer größeren Anzahl von Pflanzen die Parenchymzellen in verschiedenen Organen auf ihre Wandstruktur hin untersucht, um näheren Einblick zu gewinnen in diese Zellkategorie und bestehende Widersprüche aufzuklären.

B. Material

Die Auswahl der Objekte war größtenteils vom Zufall bestimmt. Es standen Freiland- und Gewächshauspflanzen in großer Anzahl im Versuchsgarten meines Institutes zur Verfügung, außerdem wurden Pflanzen aus der freien Natur genommen. Dabei wurde auf ökologische und morphologische Besonderheiten Rücksicht genommen. Die Untersuchungen wurden vergleichend an Stengeln, Rhizomen, Blattstielen, Wurzeln, Früchten, Blättern, Speicherknollen und -wurzeln durchgeführt. Die Mesokarpzellen wurden getrennt behandelt (CZAJA 1957).

Stengel

Dikotyledonen: *1. Kräuter*

Asclepias cornuti Decne
Bryophyllum tubiflorum Harv.
Centranthus ruber (L.) D. C.
Cirsium arvense Scop.
Cirsium lanceolatum Scop.
Cobaea scandens Cav.
Cucurbita pepo L.
Digitalis purpurea L.
Galega officinalis L.
Galinsoga parviflora Cav.
Glaucium flavum Crantz
Hoya carnosa R. Br.
Inula helenium L.
Kiteibelia vitifolia Willd.
Lythrum salicaria L.
Lunaria rediviva L.
Mercurialis annua L.
Mirabilis jalapa L.
Muehlenbeckia polyclada Meissn.
Passiflora bryonioides H. B. et K.

Sonchus arvensis L.
Sonchus oleracius L.
Sparmannia africana Thb.
Stachys silvatica L.
Sylphium perfoliatum L.
Teucrium scorodonia L.
Tropaeolum Lobbianum Veitch.

2. *Holzpflanzen*

Acer pseudoplatanus L.
Betula verrucosa Ehrh.
Aesculus hippocastanum L.
Carpinus betulus L.
Cornus mas L.
Corylus avellana L.
Crataegus monogyna Jacq.
Fagus silvatica L.
Fraxinus excelsior L.
Ilex aquifolium L.
Platanus orientalis L.
Pirus communis L.
Quercus pedunculata Ehrh.
Quercus sessilis Ehrh.
Sambucus nigra L.
Tilia platyphyllos Scop.
Ulmus campestris L.
Vitis vinifera L.

Monokotyledonen

Alpinia calcarata Roscoe
Commelina tuberosa L.
Cyperus alternifolius L.
Hedychium gardnerianum Wall.
Spironema fragrans (Ausläufer) Lindl.
Stipa tenacissima L.
Tradescantia navicularis Ortgies
Tradescantia virginica L.
Zea mays L.

Gymnospermen

Ephedra distachya L.
Larix europaea Dc.
Picea excelsa Lk.
Pinus silvestris L.

Pteridophyten

Equisetum arvense L.

Rhizome

Dikotyledonen

Aegopodium podagraria L.
Artemisia vulgaris L.
Asperula odorata L.
Bocconia japonica Mchx.
Convolvulus arvensis L.
Helianthus tuberosus L.
Houttuynia cordata Thbg.
Lamium album L.
Mentha piperita L.
Physalis alkekengi L.
Polygonum bistorta L.
Saponaria officinalis L.
Solidago canadensis L.
Symphoricarpus racemosus Michx.
Tussilago farfara L.
Urtica dioica L.

Monokotyledonen

Agropyrum repens Beauv.
Convallaria majalis L.
Polygonum multiflorum All.
Yucca filamentosa L.

Pteridophyten

Equisetum arvense L.
Polypodium vulgare L.
Pteris aquilina L.

Blattstiele

Dikotyledonen

Anchusa italica Retz.
Aegopodium podagraria L.
Begonia rex Patz.
Beta vulgaris L.
Bocconia japonica Mchx.
Brassica Napus f. *Napobrassica* (Kohlrübe)
Cochlearia armoracia L.

Cucurbita ficifolia Bouché
Ferula communis L.
Helianthus annuus L.
Inula helenium L.
Lappa major Gaertn.
Pastinaca sativa L.
Peperomia arifolia var. *argyraea* Hort.
Petasites officinalis Mnch.
Rheum undulatum L.
Rheum palmatum var. *tanguticum* Max.
Ricinus communis L.
Rumex acetosa L.
Rumex patentia L.
Salvia glutinosa L.
Tussilago farfara L.

Monokotyledonen

Amorphophallus Rivieri Dur.
Hosta japonica Aschers.

Pteridophyten

Athyrium filix femina Roth.
Blechnum spicant J. Sm.
Dryopteris filix mas Schott.
Pteris aquilina L.
Pteris longifolia L.

Wurzeln

Dikotyledonen

Bocconia japonica Mchx.
Cerinthe minor L.
Cirsium lanceolatum Scop.
Cyclanthera explodens Naudin
Conium maculatum L.
Datura suaveolens H. B. K.
Datura stramonium L.
Ecballium elaterium A. Rich.
Helianthus annuus L.
Onobrychis sativa Lmk.
Phaseolus multiflorus W.
Soja hispida Moench.
Trifolium pratense L.
Trifolium repens L.
Vicia faba L.

Monokotyledonen

Agapanthus africanus Hoffmgg.
Agave attenuata Salm-Dyck.
Aloe arborescens Mill.
Alpinia calcarata Roscoe
Anthurium scandens Engl.
Asparagus sprengeri Regel
Belamcanda chinensis DC.
Chlorophytum comosum var., *varieg.* Voss.
Chlorophytum madagascariense Baker
Chlorophytum orchidiastrum Lindl.
Clivia nobilis Lindl.
Dendrobium spec. (Luftwurzel)
Hedychium gardnerianum Wall.
Iris germanica L.
Monstera deliciosa Liebm.
Rhoeo discolor (L-Hérit.) Hance
Ruscus aculeatus L.
Sansevieria zeylanica Willd.
Sorghum vulgare Pers.
Yucca filamentosa L.
Zantedeschia aethiopica Spreng.

C. Methoden

Die Untersuchungen wurden ausschließlich an Handschnitten durchgeführt, welche so dünn geschnitten wurden, daß bei Quer- und Längsschnitten, wenn nicht am ganzen Schnitt, so doch an wesentlichen Teilen nur eine Zellwand von angeschnittenen Zellen vorlag. Bei Längsschnitten durch Wurzeln wurden die Schnitte so geführt, daß an den Enden langes Auskeilen erfolgte, so daß auch an diesen stets nur eine Zellwand angeschnittener Zellen zur Untersuchung vorhanden war. Die Schnitte wurden mit der üblichen Chloralhydratlösung (80:50) ausgiebig behandelt, bis aller Zellinhalt von den Zellwänden entfernt war, so daß in jedem Fall die Tüpfel klar zu erkennen waren.

Für die allermeisten Objekte erfolgte die Untersuchung der „Längswände" auf Längsschnitten und der „Querwände" auf Querschnitten getrennt. Aus später

ersichtlichen Gründen erwies sich diese Trennung als wesentlich. Die „Längswände" der Parenchymzellen verlaufen parallel der Längsachse der Organe, die „Querwände" transversal zu dieser Achse.

Für sehr viele Untersuchungen wurden die Schnitte mit Chlorzinkjod-Lösung (ClZnJ) angefärbt. Je nach der Natur des Objektes oder dem Zweck der Untersuchung wurde die käufliche Lösung (*Merck* 9221, nach Behrens) rein verwendet oder in geringer Verdünnung mit Wasser, damit die Zellwände nicht zu dunkel gefärbt wurden. Nach dem Vorgehen von Frey-Wyssling (1941) wurden die gefärbten Präparate erst dann verwendet, wenn das Jod der Einbettungsflüssigkeit abgedunstet war. In manchen Fällen wurden die Schnitte auch später wiederholt untersucht, wenn das Jod in den Zellwänden immer mehr verarmte, woraus sich Vorteile ergeben. Die Voruntersuchung der Schnitte erfolgte meist mit einem gewöhnlichen Kursmikroskop von Leitz oder Zeiss mit Einbaubeleuchtung und Polarisationsfiltern, oder auch mit dem Biopol von Leitz und dem W-Stativ von Zeiss. Die spezielle Untersuchung wurde mit dem großen CM-Stativ für Mineralogie von Leitz vorgenommen. Die mikrophotographischen Aufnahmen erfolgten ebenfalls mit diesem Mikroskop bzw. mit dem W-Stativ von Zeiss mittels der Contax IIa von Zeiss-Ikon.

Bei den Mikrophotos ist jeweils die effektive Vergrößerung der Mikroskope angegeben. Die Aufsatzkamera besaß außerdem einen Vergrößerungsfaktor von 1,5. Bei der Reproduktion wurden die Negative etwa 3:1 vergrößert.

Zur speziellen Untersuchung der Wandtexturen wurden die flächigen Zellwände geprüft auf ihr Verhalten zwischen gekreuzten Polarisatoren und besonders zwischen gekreuzten Nicolschen Prismen, unter verschiedenen Azimuten zur Ermittlung der Lage der Micelle. Wichtig hierbei ist die Bestimmung der Azimute der Aufhellung bzw. Auslöschung, unter gleichzeitiger Beachtung der Lage der Zell- bzw. der Organachse und der Orientierung der Tüpfel. Zur Ermittlung der Orientierung der Micelle diente weiterhin die Verwendung des Gipsplättchens Rot I. O. zwischen gekreuzten Nicols in der konventionellen Lage der großen Achse (γ) des Indexellipsoides diagonal unter $+ 45^0$. Alle Angaben beziehen sich auf diese Orientierung. Ein sehr wichtiges Hilfsmittel zur Erkennung der allgemeinen Orientierung der Cellulosemicelle und besonders zur Ermittlung der jeweiligen Textur der Zellwände, ist die Prüfung des Jod-Dichroismus mittels des drehbaren Aufsatz-Analysators. Notwendig ist ferner die Bestimmung der Gestalt der Tüpfel und deren Orientierung in den Zellwänden. Bei den gewöhnlichen dickeren Zellwänden kann das schon im gewöhnlichen Licht an der unbehandelten Zellwand geschehen. Für die dünneren und sehr dünnen Zellwände wird man die Färbung mit ClZnJ begrenzt heranziehen können oder aber die Prüfung zwischen gekreuzten Nicols in Aufhellungslage oder auch mit dem Gipsplättchen Rot I. O.

D. Experimentelle Untersuchungen

I. Die Längswände der Parenchymzellen im Stengel

Der äußere Anlaß zum Beginn dieser Untersuchungen war die Beobachtung, an Längsschnitten durch den Blattstiel von *Rheum undulatum*, daß in den Längswänden der derben, gestreckten Parenchymzellen auffällig schlitzförmige Tüpfel vorhanden sind, und diese befinden sich in sämtlichen Zellen untereinander parallel und transversal zu den Längsachsen der Zellen und des ganzen Organs ausgerichtet. So wurden nun systematisch die verschiedenen Organe daraufhin geprüft.

Versuch (1). Untersucht man einen geeigneten Längsschnitt durch den Stengel, z. B. von *Lythrum salicaria*, aufgehellt zwischen gekreuzten

Nicols, so leuchten die Flächen der Zellwände in den Diagonallagen auf, wenn die Längsachse der Zelle (und des Organs) unter -45^0 diagonal, die schlitzförmigen Tüpfel aber diagonal in Richtung $+45^0$ orientiert sind, und zwar etwas stärker, als in der entsprechenden umgekehrten Anordnung (Abb. 1).

Versuch (2). Bei Einschalten des Gipsplättchens Rot I.O. zeigen die Zellen in der gleichen Orientierung der Tüpfel unter -45^0 diagonal Subtraktionsfarben (Rot, Rotorange bis Braungelb I.O.), Tüpfel unter $+45^0$ diagonal aber Additionsfarben (Purpur, Violett bis Indigo II. O.). In dickeren Schichten erhöhen sich die Farben unter der letzteren Orientierung bis zum Blau bzw. Blaugrün oder fallen unter der ersteren Anordnung bis zum Lebhaftgelb I. O. Aus diesem Verhalten folgt, daß in der Parenchymzellwand die Cellulosemicelle *quer* zur Längsachse der Zelle und des ganzen Organs und in Richtung der ebenfalls quer gestellten Tüpfel gelegen ist (Röhrenstruktur nach FREY-WYSSLING).

Abb. 1. *Lythrum salicaria*, Stengel, LS + Nicols. Vergr. 80:1, zu Versuch (1)

Die genaue Prüfung der Tüpfel zeigt aber weiter, daß im Versuch (1) oberhalb und unterhalb des Tüpfels und parallel mit diesem je ein weit hellerer Streifen verläuft als der übrige Teil der aufgehellten Zellwand. Im Versuch (2) zeigen diese beiden Streifen ein weit stärkeres Blau (höhere Interferenzfarbe) als die übrige Zellwand. Aus dieser Erscheinung ist der Schluß zu ziehen, daß in den beiden Streifen die Doppelbrechung der Zellwand stärker ist als im übrigen Teil. Da aber die ganze Zellwand aus gleich stark brechender Cellulose besteht, kann es sich nur darum handeln, daß die Lagerung der Micelle in der Umgebung der Tüpfel weitergehend parallel verläuft als im übrigen Teil, daß hier also die Eigendoppelbrechung durch die Formdoppelbrechung (Parallelisierung) stärker erhöht worden ist. Diese Unterschiede im optischen Verhalten der Zellwand legt eine weitere Untersuchung des Baues nahe (Abb. 2).

Versuch (3). Die mit ClZnJ gefärbte Zellwand wird nur mit dem drehbaren Aufsatzanalysator auf Dichroismus untersucht. Hierbei zeigt sich das auffällige Verhalten der Parenchymzellwände im Stengel, daß die Zellwände dunkelviolett bis schwarz erscheinen, wenn die Schwingungsrichtung des Analysators parallel zu den schlitzförmigen Tüpfeln gerichtet ist, aber *quer* zur Längsachse der Zelle und des ganzen Organs. Dreht man nun den Analysator um 90°, dann hellen diese Zellwände in der Fläche auf (Abb. 3 und 4), sie werden aber nur hellviolett. Es besteht bei diesen Parenchymzellen in den Längswänden also der Dichroismus dunkelviolett—hellviolett, nicht dagegen dunkelviolett—farblos, wie das bei völliger Parallellagerung der Cellulosemicelle der Fall ist. Daraus folgt nach Frey-Wyssling (1942), daß es sich zwar um Röhrenstruktur dieser Parenchymzellen handelt, dabei aber sind die Cellulosemicelle ± weitgehend miteinander netzartig verflochten (Reticular-Textur). Allein oberhalb und unterhalb der schlitzförmigen Tüpfel besteht eine schmale Zone mit parallel gelagerter Cellulosemicelle. Diese Tatsache klärt auch den geringen Grad der Aufhellung der Längswände unter + 45° Diagonallage (parallel zu den Tüpfeln) und die etwas niedrigeren Interferenzfarben mit Gips Rot I. O. auf. Dieses Verhalten der Parenchymzellen im Stengel von *Lythrum salicaria* in den Versuchen (1)—(3) besteht sowohl bei den Längswänden der Parenchymzellen im Mark, wie auch bei denjenigen der primären Rinde. Die Rindenparenchymzellen sind im allgemeinen etwas kleiner als die entsprechenden des Markes. Dieses gleiche Verhalten wurde auch in ganz monotoner Weise bei den Parenchymzellen in Längsschnitten durch den Stengel der übrigen untersuchten 58 Pflanzen sehr verschiedener systematischer Zugehörigkeit aufgefunden.

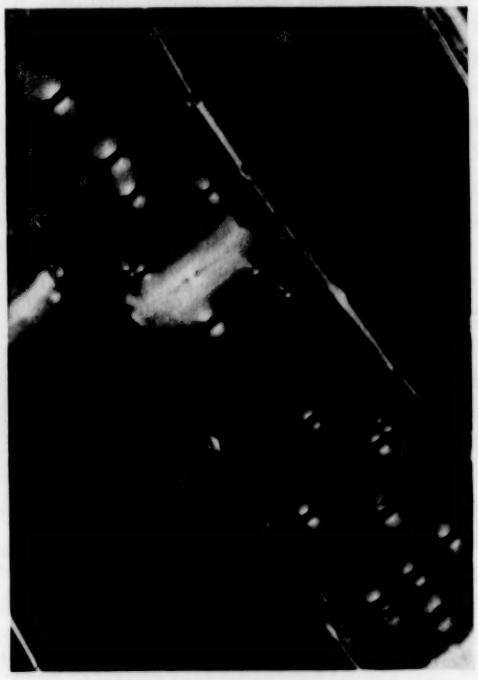


Abb. 2. *Pastinaca sativa*, Blattstiel, LS + Nicols, Vergr. 360:1, zu Versuch (2)

Die Untersuchung der Tüpfel in den Längswänden

Versuch (4). Prüft man die Tüpfel an mit ClZnJ nicht ganz dunkel gefärbten Längswänden eingehender mit dem Aufsatzanalysator, so kann man folgendes sehen. Verläuft die Schwingungsrichtung parallel zu dem gestreckten Tüpfel, dann erscheint auf beiden Seiten dieses je eine schmale dunkle Zone [die in Versuch (3) heller war] mit stärkerer Lichtabsorption. Dreht man den Analysator dann langsam um 90°, so verlagern sich die dunklen Streifen wechselweise nach den entgegen-

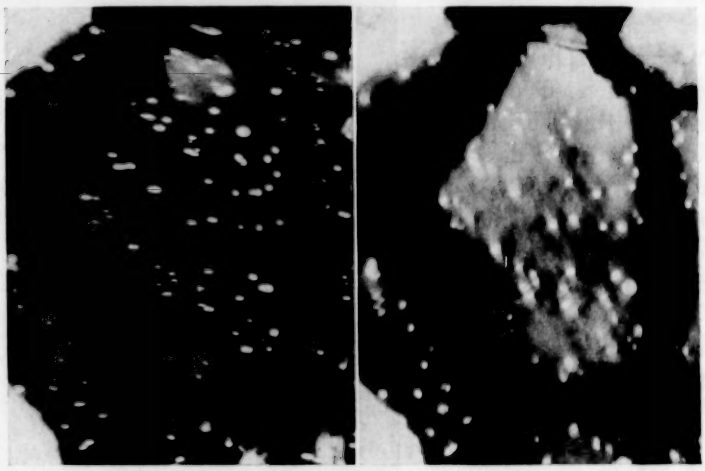


Abb. 3 Abb. 4

Abb. 3. *Cucurbita pepo*, Stengel, LS, ClZnJ, Aufsatz-Analysator, Dichroismus, S-S', quer zur Längsachse, Vergr. 125:1, zu Versuch (3)

Abb. 4. Wie Abb. 3., S-S', parallel zur Längsachse, Vergr. wie Abb. 3

gesetzten Seiten, bis sie bei Abschluß der 90°-Drehung an den beiden Schmalseiten des Tüpfels angelangt sind und so fort. Mit der Drehung des Analysators wandert also eine dunkle Zone auf jeder Seite des Tüpfels, aber in entgegengesetzter Richtung um diesen herum. Dadurch wird der Beweis erbracht, daß in einer schmalen Zone um den Tüpfel herum die Micelle zirkulär angeordnet ist (FREY-WYSSLING).

II. Die Längswände der Parenchymzellen in Rhizomen

In der gleichen Weise und mit den gleichen Untersuchungsmethoden wurden die Zellwände der Parenchymzellen in den Rhizomen angegangen. Von 23 verschiedenen Pflanzen wurden bisher die Rhizome untersucht. Bei 22 von diesen Pflanzen haben sich die genau gleichen Ergebnisse gewinnen lassen, wie solche oben von den Stengeln mitgeteilt worden sind. Nur das Rhizom von *Polypodium vulgare* hat bisher eine Ausnahme gemacht, indem die Parenchymzellen im Längsschnitt das weiter unten

für die Wurzeln zu berichtende Verhalten erkennen lassen. Im einzelnen soll daher erst später auf solche Ausnahmen eingegangen werden.

III. Die Längswände der Parenchymzellen in Blattstielen

Die Parenchymzellen im Blattstiel des gebräuchlichen Rhabarbers (*Rheum undulatum*) haben den praktischen Anstoß zum Beginn dieser ganzen Untersuchungen gegeben. Die Zellwände dieser besonders großen Zellen sind relativ dick, so daß auch am unbehandelten Längsschnitt die regelmäßigen und quergestellten Tüpfel schon bei der Untersuchung im gewöhnlichen Licht ohne weiteres auffallen. Diese Zellen sind dann auch während der ganzen Untersuchungen geradezu als Schulbeispiel unübertroffen geblieben. Die Durchprüfung von 29 verschiedenen Pflanzen auf die Textur der Längswände des Parenchyms der Blattstiele hat überall die genau gleichen Verhältnisse gezeigt wie diejenigen der Stengel und der Rhizome, so daß auch hier ein näheres Eingehen auf die Darlegung eines Beispieles verzichtet werden kann.

IV. Zusammenfassung der Ergebnisse der Untersuchung der Längswände von Parenchymzellen in Stengeln, Rhizomen und Blattstielen

Überblickt man die bislang dargelegten Untersuchungen, so fällt die völlige Übereinstimmung im submikroskopischen Bau der Längswände der Parenchymzellen in den drei Organen, Stengeln, Rhizomen und Blattstielen auf. Das Gemeinsame dieser drei Organgruppen ist aber ihre mechanische Inanspruchnahme auf Biegungs- oder Knickfestigkeit. Nicht nur Gefäße und Siebröhren besitzen daher die sog. Röhrenstruktur (Röhrentextur) nach Frey-Wyssling, sondern diese ist auch auf die Längswände der Parenchymzellen in Mark und Rinde ausgedehnt. Es ist ganz offensichtlich, daß diese Zellen durch seitliche Pressungen bei dem Biegen beansprucht werden.

V. Die Längswände der Parenchymzellen der Wurzeln

Bei den Wurzeln ist zunächst einmal zu unterscheiden zwischen den monokotylen und den dikotylen. Die dikotylen Wurzeln sind in vielen Fällen nur im frühesten Stadium krautig. Diese zeigen sehr bald sekundäres Dickenwachstum und besitzen dann fast ausnahmslos nur noch sehr wenig Rindenparenchym. Die monokotylen Wurzeln dagegen zeichnen sich aus durch den Besitz einer häufig sehr mächtigen, parenchymatischen Rinde. Prüft man die Längsschnitte durch die Wurzeln in ähnlicher Weise wie diejenigen durch die Stengelorgane, so ergibt sich folgendes:

Versuch (5). Der Längsschnitt durch die Wurzel z. B. von *Iris germanica* oder *Yucca filamentosa* wird zwischen gekreuzten Nicols untersucht. Beim Drehen des Schnittes auf dem Objekttisch sieht man, daß

die Zellen, d. h. besonders die Längswände in senkrechter Durchsicht, zum Unterschied von den Parenchymzellen in den Stengelorganen, dann stärkste Aufhellung erkennen lassen, wenn die Längsachse der im allgemeinen stark gestreckten Zellen etwa unter + 45° diagonal verläuft.

Versuch (6). Wird die Untersuchung zwischen gekreuzten Nicols zusätzlich mit dem Gipsplättchen Rot I. O. ausgeführt, dann tritt unter den Bedingungen des Versuchs (5) Additionslage unter + 45° auf und Subtraktionslage unter — 45°, d. h. die Zellwände erscheinen bei senkrechter Durchsicht im Purpur, Indigo bis Blau II. O., bzw. im Rot, Rotorange bis Braungelb I. O. Die Cellulosemicelle liegen in diesen Zellwänden also *nicht* quer, sondern ± parallel zur Längsachse der Zellen und der Organe.

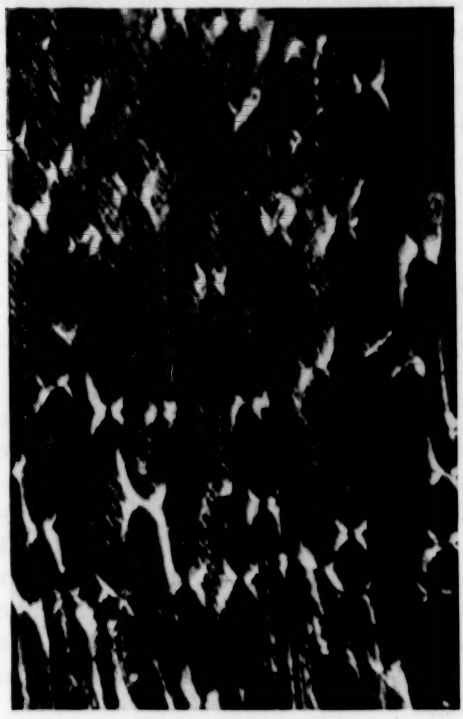


Abb. 5. *Iris germanica*, Wurzeln LS, 0—180° + Nicols. Vergr. 80:1, zu Versuch (7)

Versuch (7). Werden die gleichen Längsschnitte zwischen gekreuzten Nicols in den Orthogonallagen 0—180° oder 90—270° betrachtet, so erkennt man (Abb. 5), daß bei senkrechter Durchsicht die Zellwände in einfacher Schicht am auskeilenden Ende der Zellen nicht völlig auslöschen, sondern noch leichte Aufhellung erkennen lassen. Ferner sieht man bei den intakten Zellen fast durchweg X-förmige Strukturen über den Tüpfeln. Diese Erscheinungen weisen darauf hin, daß diese Zellwände nicht Paralleltextur, sondern Schraubentextur (Spiraltextur) aufweisen. Die Gestalt der Tüpfel spricht ebenfalls dafür. Diese sind meist ± schlitzförmig gestreckt und liegen häufig zu mehreren schräg hintereinander etwas versetzt.

Versuch (8). Dreht man die Längsschnitte durch die Wurzeln solange mit dem Objekttisch, bis in den angeschnittenen Zellen die Zellwände bei senkrechter Durchsicht völlig auslöschen — oder bis die schräg stehenden Tüpfel sich mit dem Fadenkreuz (0—180° Linie) decken — dann ergibt sich ein spitzer Winkel zwischen der Längsachse der Zellen und der Orthogonallage 0—180°. Diese als „schiefe Auslöschung"

bezeichnete Winkelabweichung von der Nullage ergibt den Steigungswinkel der Spirale (Schraube), unter welchem die Micellagerung von der Vertikalen, d. h. von der Zellachse oder Organachse abweicht. Dieser Winkel beträgt z. B. bei der Wurzel von *Iris germanica* etwa 8° und bei *Yucca filamentosa* etwa 9°.

Versuch (9). Dichroitisches Verhalten. Längsschnitte mit ClZnJ gefärbt, lassen entsprechend dem Versuch (4) folgendes Verhalten erkennen. Unter dem Aufsatz-Analysator allein ergeben die Längswände bei senkrechter Durchsicht größte Lichtabsorption, wenn die Längsachse der Zelle etwa parallel zur Schwingungsrichtung des Analysators gerichtet ist (dunkelviolett bis schwarzviolett), und geringste Lichtabsorption, wenn diese etwa quer zur Längsachse der Zellen verläuft (hellviolett). Es handelt sich also auch hier um den Dichroismus dunkelviolett—hellviolett (nicht farblos!), ein Zeichen dafür, daß die Micelle wiederum ± stark miteinander vernetzt sind.

VI. Die Querwände der Parenchymzellen in Stengeln

Nachdem sich gezeigt hatte, daß die Längswände sowohl der Mark-, wie auch der Rindenzellen der Struktur und Textur nach bei den untersuchten Pteridophyten, Gymnospermen, Dikotyledonen und Monokotyledonen von geradezu monotoner Gleichförmigkeit sind, war die Frage, wie sich die Querwände dieser Zellen verhalten, von besonderem Interesse.

Der Untersuchung der Querwände stehen in den allermeisten Fällen wesentlich größere Widerstände entgegen als derjenigen der Längswände. Das hat seinen Grund darin, daß man diese praktisch nur selten zu Gesicht bekommt. Das dürfte wohl auch der Grund dafür sein, daß von diesen weiter nichts bekannt ist, als daß für diese „statistische optische Isotropie" bestehen soll. Nur in relativ wenigen Fällen sind mir bei meinen bisherigen Untersuchungen Querwände aufgefallen, welche schon bei Prüfung im gewöhnlichen Licht ohne jede Vorbehandlung sichtbar werden. Dazu gehören z. B. die Zellen des Holundermarkes und die Zellen des Markes anderer Holzpflanzen. Bei den meisten übrigen Objekten haben sich die Querwände nur mit der ClZnJ-Reaktion erfassen lassen, bei einzelnen auch schon zwischen gekreuzten Nicols bzw. mit dem Gipsplättchen Rot I. O. (z. B. *Glaucium flavum*). An einigen Beispielen soll das Verhalten der Querwände besprochen werden.

1. Dikotyledonen

a) Krautige Pflanzen. α) *Cirsium arvense.* Bei dieser Pflanze, der gemeinen Ackerdistel, handelt es sich um ein Objekt, welches die Differenzierung der Micellartextur der Querwände der Parenchymzellen auf dem Querschnitt des Stengels in großer Schönheit erkennen läßt. Die Pflanze ist deshalb als Unkraut so lästig, weil sie aus Wurzelknospen zahlreiche beblätterte Stengel entwickeln kann. Gerade

die unterirdisch wachsenden Abschnitte dieser Stengel mit schuppenförmigen Blättern bilden das hervorragendste Untersuchungsmaterial für diesen Zweck.

Es werden möglichst dünne Querschnitte durch diesen Stengelteil gut aufgehellt, mit ClZnJ behandelt und einige Tage abgelegt, bis zum völligen Abdunsten des Jods aus der Lösung. Sind die Schnitte dünn genug, dann ist im Mark nicht in jeder Zelle eine Querwand vorhanden, weil diese in der Höhe versetzt stehen.

Versuch (10). Bei der Untersuchung unter dem drehbaren Aufsatz-Analysator und nicht zu starker Beleuchtung kann man dann in jeder Querwand der Zellen des Markes einen dunklen Querbalken parallel zur Schwingungsrichtung des Analysators sehen. Beim Drehen des Analysators dreht sich in jeder einzelnen runden Zelle dieser dunkle Balken mit um den Mittelpunkt der Querwand („rotierender Dichroismus").

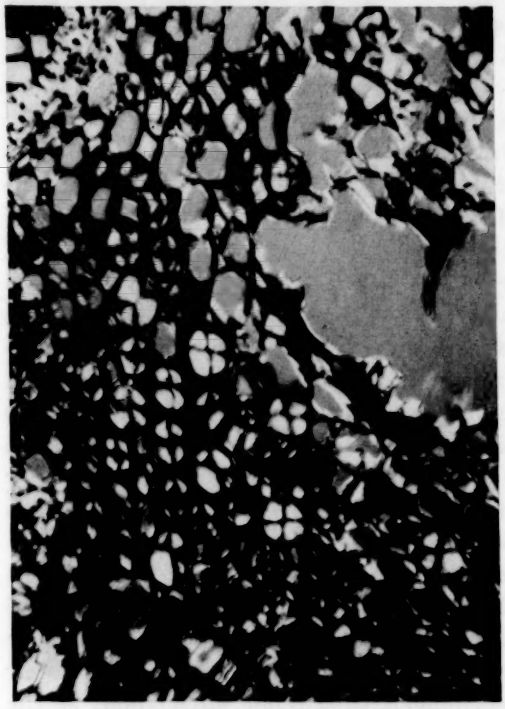


Abb. 6. *Cirsium arvense*, Stengel, unterirdisch, QS, ClZnJ, + Nicols, zu Versuch (11), Vergr. 80:1

Versuch (11). Bei der Prüfung der gleichen Schnitte zwischen gekreuzten Nicols tritt in der Querwand jeder runden Zelle ein recht scharf geschnittenes dunkles Polarisationskreuz auf, welches bei mittlerer Vergrößerung (100 : 1) schärfer geschnitten erscheint, als bei stärkerer Vergrößerung (Abb. 6, 7). Manche Zellen müssen gegebenenfalls in die richtige Lage gedreht werden, falls das Kreuz verzerrt erscheint. Die Zellwände zeigen die Kreuze unter allen Azimuten.

Versuch (12). Schaltet man das Gipsplättchen Rot I. O. in den Strahlengang ein, so ergeben die positiven Quadranten Additionsfarben, die negativen Subtraktionsfarben (Violett bis Indigo II. O., bzw. Rot bis Rotorange I. O). Es handelt sich also um positive Sphäritenkreuze, welche sehr regelmäßige, radiale Lagerung der Cellulosemicelle in der Querwand anzeigen. Dreht man bei Benutzung des Aufsatz-Analysators diesen aus der Kreuzungsstellung weiter, so legt sich der eine Balken des Kreuzes über den anderen, um sich bei Vollendung der ganzen Drehung wieder mit dem ersteren zu überkreuzen. Bei kaum einem der weiterhin

untersuchten Objekte wurde zwischen gekreuzten Nicols derart klare Micellanordnung angetroffen, die darin begründet liegt, daß die Cellulosestränge in der Zellwand äußerst fein und gerade gestreckt sind und auch die Tüpfel sehr klein sind. Die Zellwände zeigen zwischen den Balken des Kreuzes seidigen Glanz. Im Mark der oberirdischen Stengelteile sind die Querwände der Parenchymzellen wesentlich gröber texturiert.

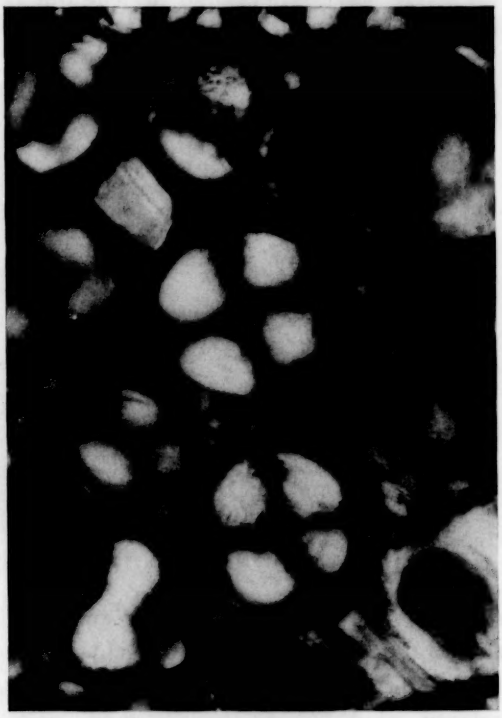


Abb. 7. *Cirsium arvense*, wie Abb. 6, Vergr. 300:1

Versuch (13). Bei Betrachtung ganzer Querschnitte durch den unterirdischen Stengelabschnitt bei schwacher Vergrößerung zwischen gekreuzten Nicols hellen die Querwände der Rindenparenchymzellen in den Diagonallagen auf und löschen in den Orthogonallagen aus (Abb. 29).

Versuch (14). Beim Einschalten des Gipsplättchens Rot I. O treten in den positiven Quadranten Additionsfarben (Violett bis Indigo II. O.), in den negativen Subtraktionsfarben (Rot bis Rotorange I. O.) auf. Das bedeutet aber Anordnung der Micelle in den Rindenparenchymzellen in radialer Richtung zum Gesamtquerschnitt des Stengels, quer zur tangentialen Streckungsrichtung der Einzelzelle (Abb. 8).

Versuch (15). In den Markstrahlzellen dagegen zeigen unter den gleichen Bedingungen bei Betrachtung des Gesamtquerschnittes des Stengels die Markstrahlen in den Diagonallagen die entgegengesetzten Interferenzfarben wie die Rindenzellen. Hier liegt die Micelle also jeweils um 90^0 gedreht gegenüber den Rindenzellen (Abb. 29).

Auf die Rindenzellen wirkt der radiale Wachstumsdruck der Leitbündel genau wie auf die Zellen der äußeren Markzone nach innen, während die Zellen der Markstrahlen den tangentialen Wachstumsdruck von den beiden benachbarten Leitbündeln erfahren.

In eindrucksvoller Weise macht sich der Wechsel der Micellorientierung bemerkbar in den Querwänden der Markstrahlzellen und an den

beiden Enden der Markstrahlen gegen die Rinde und gegen das Mark zu (Abb. 9).

1. Im Innern der Markstrahlen verläuft in den im Querschnitt des Stengels gelegenen Zellwänden die Micelle tangential, d. h. quer zur Längsrichtung der Markstrahlen.

2. Die Parenchymzellen, welche die Leitbündel gegen das Mark zu begrenzen, sind um die Bündel herum noch gestreckt. Die Micellage

Abb. 8. *Cirsium arvense*, Rindenparenchymzellen, zu Versuch 14, Vergr. 360:1

scheitelt sich von dem Markstrahl aus nach beiden Seiten gewissermaßen, so daß die Micelle immer senkrecht auf das Bündel zu gerichtet bleibt.

3. Die Zellen zu beiden Enden des Markstrahls und vor diesem gelegen, sind isodiametrisch, rund, und zeigen zwischen gekreuzten Nicols Polarisationskreuze, d. h. sphäritische Anordnung der Micelle, also außerhalb des einseitigen Wachstumsdruckes.

4. Vor den Markstrahlen in der Rinde befindet sich meist eine Zone mit isodiametrischen Parenchymzellen und sphäritischer Anordnung der Micelle in den Querwänden (Polarisationskreuze). Zu beiden Seiten dieser Zone, gegenüber den Leitbündeln, sind die Rindenparenchymzellen wieder tangential gestreckt (besser wohl gepreßt) und quer dazu micelliert (vgl. auch Abb. 14).

β) Glaucium flavum. Ein sehr interessanter und aufschlußreicher Typus der Ausbildung der Querwände der Parenchymzellen am Stengelquerschnitt findet sich bei *Glaucium flavum*. Charakteristisch für diesen Typus ist die Tatsache, daß auch die Querwände der Parenchymzellen im Mark, in den Markstrahlen und in den Rindenparenchymzellen schlitzförmige Tüpfel enthalten. Da die Querwände in den Zellen der blütentragenden Triebe relativ dick sind, ist die Erkennung dieser auch in der unbehandelten Zellwand meist ohne weiteres möglich.

In den radial gestreckten Zellen der *Markstrahlen* stehen die Tüpfel transversal zur Längsachse der Zellen, in Beziehung zum Gesamtquerschnitt also tangential (Abb. 10c, d). Die gleiche Orientierung findet sich auch bei den Querwänden der äußeren Zellen des *Markes (äußere Markzone)*, etwa 3—4 Zellreihen.

Versuch (16). Werden diese Zellwände zwischen gekreuzten Nicols geprüft bzw. mit dem Gipsplättchen Rot I. O., so zeigen sie den Micellverlauf parallel den gestreckten Tüpfeln (Aufhellung in den Diagonallagen bzw. Gelb I. O. oder Blau II. O., eventuell Gelborange bzw. Violett).

Versuch (17). Die *inneren Markzellen* (zentraler Markkern) dagegen, deren Querwände dünner sind als diejenigen der vorgenannten, lassen zwischen gekreuzten Nicols, besser aber noch bei eingeschobenem Gipsplättchen Rot I. O. erkennen, daß die Tüpfel hier in jeder Zelle in *radialer* Richtung angeordnet sind (Abb. 10a). Jede einzelne Zelle zeigt zwischen gekreuzten Nicols deutlich, wenn auch schwach, ein Polarisationskreuz. Dieses tritt bei Verwendung des Gipsplättchens noch deutlicher zutage, so daß die positiven Quadranten Violett bis Indigo II. O., die negativen Rotorange bis Braungelb I. O. zeigen. Das ist aber ein positives Sphäritenkreuz, welches auf radiale Orientierung der Cellulosemicelle in der Querwand schließen läßt, was schon durch die Richtung der Tüpfelschlitze angezeigt wird.

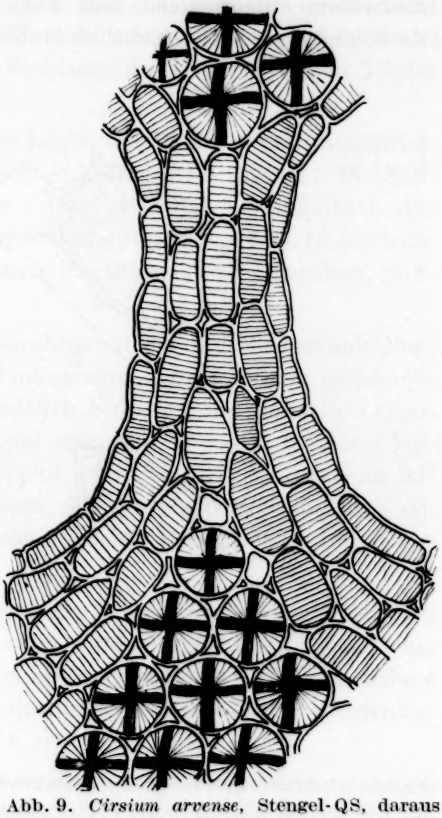


Abb. 9. *Cirsium arvense*, Stengel-QS, daraus Markstrahl zwischen 2 Leitbündeln, davor in der Rinde und im Mark sphäritische Querwände; in den Markstrahlzellen Micell-Anordnung nur angedeutet, halbschematische Zeichnung. Zu Versuch (15)

Versuch (18). Als weitere Bestätigung dieser Micellenorientierung wird der gleiche Querschnitt mit ClZnJ gefärbt zwischen gekreuzten Nicols betrachtet. Die runden Zellen des inneren Markkernes zeigen sämtlich ein dunkles Sphäritenkreuz. Diese Differenzierung der beiden Markzonen wird noch dadurch unterstrichen, daß 1. die Zellwände in

der äußeren Markzone deutlich dicker sind als diejenigen des zentralen Markkernes, und ferner 2. dadurch, daß jene verholzt sind, diese aber unverändert Cellulose-Reaktion ergeben.

Die Parenchymzellen der äußeren Markzone sind der Textur der Querwände entsprechend und nach dem Chemismus der Zellwände (Verholzung) ganz offensichtlich einbezogen in den mechanisch verstärk-

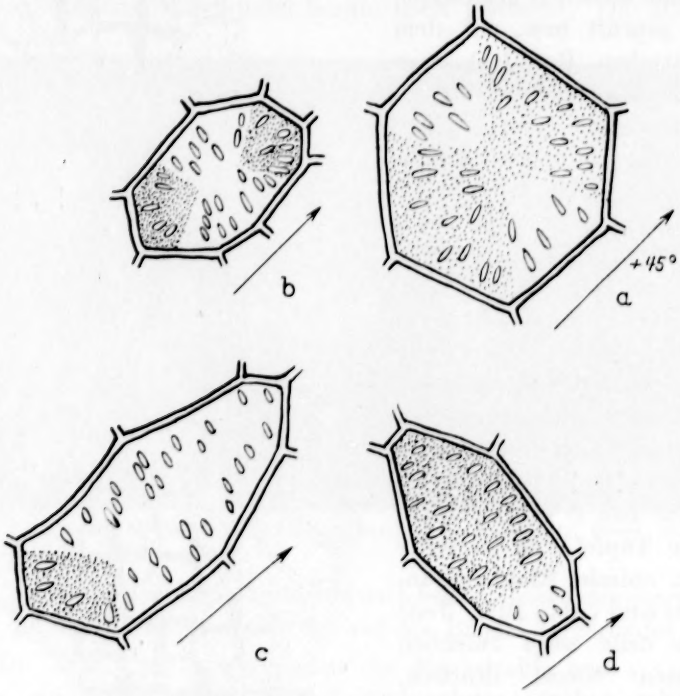


Abb. 10 a—d. *Glaucium flavum*, Stengel-QS, gezeichnet nach unbehandeltem Präp., + Nicols, Gips Rot I. O.; Interferenzfarben Blau II. O. punktiert, Gelborange I. O. weiß. a Markzelle, b Rindenparenchymzelle vor dem Markstrahl, c und d Markstrahlzellen ragen mit dem unteren Ende aus dem Markstrahl heraus. Zu Versuch (17)

ten Leitbündelring, während der zentrale Markkern innerhalb dieses Festigungsgewebes als neutrale Zone gelegen ist. Dort also tangential (in bezug auf den Gesamtquerschnitt) orientierte Micelle der Markstrahlzellen und der Zellen der äußeren Markzone, Verdickung der Zellwände und Verholzung, hier reine Cellulosewände, unverdickt und „neutral", soll heißen, in bezug auf den Gesamtquerschnitt unorientierte Micelle, Radialtextur der Querwand jeder einzelnen Zelle. Dieser Glaucium-Stengel bringt die Texturierung der Querwände der Markzellen auf dem Gesamtquerschnitt des Stengels durch das Vorhandensein schlitzförmiger Tüpfel und der teilweisen Verholzung des Markes (äußere Markzone) besonders eindringlich zum Ausdruck.

Versuch (19). Die Differenzierung der Micellierung innerhalb der Querwände der Einzelzelle und ihre Einbeziehung in den Ring (bzw. Zylindermantel) des Festigungssystems des Stengels läßt sich am Querschnitt in den Markstrahlen im unbehandelten Präparat zwischen gekreuzten Nicols mit dem Gipsplättchen Rot I. O. sehr gut beobachten. Hier ergibt sich streng lokalisierter Wechsel von Additions- und Subtraktionsfarben sowie Änderung der Richtung der schlitzförmigen Tüpfel (Abb. 10b, d).

1. Im Inneren der Markstrahlen liegen die Tüpfel genau tangential, d. h. also quer zu den radial gestreckten Zellen (Abb. 10c, d). Die Zellwände zeigen — Zellachsen unter -45^0 diagonal — einheitlich das Violett II. O. bzw. unter $+45^0$ diagonal das Rotorange I. O. (Additionsfarben sind in den Zeichnungen durch Punktierung widergegeben, Subtraktionsfarben durch weiß).

2. Am inneren Ende der Markstrahlen ist bei den Markstrahlzellen, welche z. T. über den Markstrahl hinausragen, der zur Rinde gerichtete Teil quermicelliert und ergibt einheitlich Subtraktion, wenn die Längsachse der Zelle unter $+45^0$ diagonal orientiert ist. Das markwendige Ende der Zelle zeigt jedoch die Tüpfel schon strahlig, z. T. bis zu 90^0 gedreht und die Zellwand hier schon Additionsfarben (Abb. 10c, d). Im gegenüberliegenden Teil des Schnittes sind Orientierung und Interferenzfarben gerade umgekehrt.

3. Unmittelbar am äußeren Ende der Markstrahlen lassen die noch etwas gestreckten Zellen z. B. an beiden Enden schon wieder Additionslage erkennen, während der Mittelteil sich noch in Subtraktionslage befindet. Hier ist also wieder Annäherung an die sphäritische Orientierung der Micelle erreicht (Abb. 10c, d).

4. Am Ende der Markstrahlen, sowohl gegen das Mark wie auch gegen die Rinde zu, sind in den Querwänden der Parenchymzellen die Micelle ausgesprochen radial (in bezug auf die Querwand) orientiert. Das kommt zum Ausdruck in der Orientierung der Tüpfel und in der sphäritischen Anordnung der Interferenzfarben (Abb. 10b).

b) Holzpflanzen. Da die bisher geprüften Pflanzen krautig sind, war eine Ausdehnung der Untersuchung der Querwände der Parenchymzellen auf das Mark von Holzpflanzen, also von Bäumen, von besonderem Interesse, weil deren Zellwände relativ dick sind, früh verholzen und die Zellen bald absterben.

α) Acer pseudoplatanus. Ein sehr schönes Beispiel unter den Holzpflanzen bieten die jüngsten Internodien der Zweige von *Acer pseudoplatanus*. In den jungen Zweigen liegt ein geschlossener Leitzylinder, besonders hier ein Holzzylinder, vor (sekundäres Dickenwachstum der Bäume). Die äußere Markzone besteht aus radial etwas gestreckten Parenchymzellen.

Versuch (20). Ihre Querwände ergeben zwischen gekreuzten Nicols mit dem Gipsplättchen Rot I. O. in den negativen Quadranten des Gesichtsfeldes Addition, in den positiven dagegen Subtraktion, also Blau II. O. oder Gelb I. O., d. h. aber, die in der Ebene des Gesichtsfeldes liegenden Zellwände enthalten tangential orientierte Cellulosemicelle. Die gleiche Micellage ist auch bei den radial gestreckten Zellen der nur eine Zelle breiten Markstrahlen zu erkennen. Die Parenchymzellen des inneren Markkernes dagegen sind isodiametrisch. Die runden Querwände sind in vier gleich große Quadranten geteilt; die beiden positiven zeigen Additionsfarben, die beiden negativen Subtraktionsfarben, d. h. die inneren Markzellen besitzen in jeder Querwand radiale Orientierung der Micelle, die äußeren dagegen einheitlich tangentiale in bezug auf den Gesamtquerschnitt des Stengels. Am Innenrand des Holzkörpers sind noch kurze Zellen vor die Markstrahlen eingeschaltet, deren Querwände radial zum Gesamtquerschnitt orientierte Micelle enthalten, also um 90^0 gegen die in den Markstrahlzellen gedreht.

β) Fagus silvatica. Das weitaus demonstrabelste Objekt in dieser Hinsicht unter den Bäumen ist zweifellos *Fagus silvatica.* Untersucht wurden vierjährige Zweige in Querschnitten.

Versuch (21). Zwischen gekreuzten Nicols mit dem Gips Rot I. O. zeigt der Gesamtquerschnitt die breiten und zahlreichen (bis zu 15) Markstrahlen in den negativen Quadranten des Gesichtsfeldes im Blau II. O., in den positiven im Gelborange I. O., während diejenigen in den Orthogonallagen das Rot I. O. erkennen lassen, also die Grundfarbe des umgebenden Gesichtsfeldes. Daraus folgt, daß die Wände der dickwandigen, verholzten Zellen der Markstrahlen in der Schnittebene tangentiale Micellierung besitzen. Das relativ eng begrenzte Mark, ebenfalls aus derbwandigen, verholzten, aber sehr regelmäßigen Zellen bestehend, läßt fast sämtliche Zellen in Additions- wie auch Subtraktionsfarben geradezu leuchten. Die meisten Querwände der Parenchymzellen sind in vier gleich große Sektoren geteilt, von denen die positiven intensives Violett oder auch Blau II. O., die negativen ebenso intensives Orange oder auch Reingelb I. O. erkennen lassen. Diese Markzellen zeigen die intensivsten Interferenzfarben von allen hier untersuchten Objekten. Die Querwände der Markzellen tragen Färbungen wie die Weizen- oder Roggenstärkekörner unter den gleichen optischen Untersuchungsbedingungen.

γ) Fraxinus excelsior. Querschnitte durch das jüngste Internodium der Zweige von *Fraxinus excelsior* zeigen, daß die Zellen des Markes dickwandig, verholzt und isodiametrisch sind. Die Querwände lassen schlitzförmige, untereinander parallel gerichtete Tüpfel erkennen.

Versuch (22). Zwischen gekreuzten Nicols mit Gips Rot I. O. zeigen die etwas tangential gestreckten Zellen der äußeren Markzone in den

positiven Quadranten Additionsfarben, etwa das Blau II. O., die negativen Subtraktionsfarben, etwa das Gelborange I. O., und in den Orthogonallagen das Rot des Gesichtsfeldes. Das bedeutet aber, daß die Orientierung der Micelle in diesen Zellagen *radial* zum Gesamtquerschnitt des Stengels liegt. Im inneren Teil des Markes sind besonders regelmäßige, runde Parenchymzellen vorhanden, welche bei der gleichen Untersuchungsweise die Querwände in meist genau gleiche Quadranten geteilt zeigen, von denen wiederum die positiven Additionsfarben (Violett bis Blau II. O.), die negativen Subtraktionsfarben (Rotorange bis Braungelb I. O.) erkennen lassen. Auch in diesem Falle besitzen die regelmäßigen Markzellen sphäritische Textur der Querwände (innerer Markkern). Zwischen diesen Parenchymzellen befinden sich viele andere, welche keine Reaktion auf die optische Konstellation des Mikroskops erkennen lassen, sondern unter allen Azimuten das Rot I. O. zeigen. Diese Zellwände sind wesentlich dünner als die der anderen Markzellen und isotrop. Das Markstrahlparenchym zeigt wie bei den anderen Objekten auf dem Gesamtquerschnitt des Stengels in den negativen Quadranten des Gesichtsfeldes Addition, in den positiven Subtraktion (Blau bzw. Gelb). Die Micelle liegt in den Querwänden also tangential orientiert. Die Querwände der runden Zellen des Markes ergeben nach Entfernen des Gipsplättchens dunkle Polarisationskreuze, welche sich leider nur schwer photographieren lassen (Abb. 11).

Abb. 11. *Fraxinus excelsior*, Stengel, QS, Markzellen, + Nicols; Vergr. 360:1, zu Versuch (22)

Auch die übrigen untersuchten Holzpflanzen zeigen entsprechendes Verhalten der Parenchymzellen des Markes, wenn auch nicht immer in gleicher Deutlichkeit und Regelmäßigkeit wie in den drei beschriebenen Fällen. Die beiden heimischen *Quercus*-Arten kommen allerdings den Erscheinungen bei *Fagus* recht nahe. Besonders zu erwähnen ist *Cornus mas*. Auf dem Stengelquerschnitt erkennt man, *Versuch* (23), daß unmittelbar unter der äußeren Markzone nur die äußersten runden Parenchymzellen des Markkernes verdickte und verholzte Zellenwände besitzen und auch deutliche sphäritische Textur der Querwände zeigen; im Zentrum des Markes sind jedoch die Zellwände unverdickt und unverholzt geblieben. In den Querwänden erkennt man mittels der ClZnJ-Reaktion ganz entsprechende Tüpfelung wie bei vielen krautigen

Pflanzen. Zwischen gekreuzten Nicols zeigen diese deutlich gekreuzte Strangsysteme aus Cellulose.

Bemerkenswert ist im Stengel von *Vitis vinifera* in der äußeren Markzone zwischen Holzkörper und den Parenchymzellen mit tangentialer Micellorientierung eine Zone von Parenchymzellen mit radial (zum Stengelquerschnitt) gelegener Micelle. Diese Zellschicht hebt sich infolge der schlitzförmigen Tüpfel und deren Parallellage in den Zellwänden auch schon ohne Benutzung des Gipsplättchens deutlich ab. Zellen mit derartig orientierter Micelle in den Querwänden wurden auch bei einigen anderen Holzpflanzen angetroffen. Wesentlich ist dabei folgendes: Die Markstrahlzellen mit tangential orientierter Micelle in den Querwänden drängen nun in Gruppen aus dem Markstrahl in diese offensichtlich zum Mark gehörende Zone vor, so daß zwischen den Zellen mit radial orientierter Micelle solche mit tangential angeordneter liegen, also Zellen an Zellen mit um 90^0 gegeneinander gedrehter Micellage. Das sieht man an der Lage der schlitzförmigen Tüpfel und mit dem Gipsplättchen Rot I. O. und daran, daß Zellen in Additionslage sich unmittelbar neben solchen in Subtraktionslage befinden. Der entsprechende Fall liegt vor bei den Cucurbitaceenwurzeln, wo die Markstrahlen nach außen in das Rindenparenchym vordringen (vgl. Abb. 16).

2. Monokotyledonen

α) Zea mays. Das Parenchymgewebe des Stengels zwischen den Leitbündeln zeigt im Querschnitt Zellen von relativ großem Durchmesser (etwa $50\,\mu$), ziemlich dünnwandig, besonders im mittleren Teil und unverholzt.

Versuch (24). Zwischen gekreuzten Nicols erkennt man schon im unbehandelten Schnitt beim Drehen des Objekttisches vielfach $\pm$ weitgehende Aufhellung der ganzen Querwände oder nur von Teilen davon. Mit dem Gipsplättchen Rot I. O. zeigen sich in vielen Querwänden deutlich vier Sektoren, davon zwei im Gelbrot und zwei im Violett, seltener mit dem Gelb I. O. und Blau II. O. In vielen Fällen erstrecken sich diese Interferenzfarben auf genau geteilte Sektoren. Ohne Gips sind diese Einzelheiten meist nicht deutlich genug zu erkennen. Nach Färbung der Querwände mit ClZnJ zeigen sich diese schwachen Effekte bei der Untersuchung wesentlich verstärkt. Querwandanteile in Additionslage erscheinen in der gelbbraunen Jodfarbe, solche in Subtraktionslage in hellem Grau. Dabei ersieht man, daß eine Anzahl von Zellen deutlich sphäritischen Bau der Querwände besitzt. Die anderen lassen ganz oder teilweise Überkreuzung von Strangsystemen erkennen. Bei Untersuchung im gewöhnlichen Licht sieht man kleine Tüpfel in großer Anzahl über die ganze Zellwand etwa gleichmäßig verteilt.

β) Stipa tenacissima. Versuch (25). Zwischen gekreuzten Nicols sieht man im verholzten Parenchym zwischen den äußeren Leitbündeln auf dem Querschnitt des Stengels zahlreiche Zellen mit Sphäritenkreuzen in den Querwänden. Ebenso zeigen im Rest des resorbierten Parenchyms um die Stengelhöhle die Parenchymzellen in den unverholzten Querwänden Sphäritenkreuze, wenn zuvor die ClZnJ-Reaktion ausgeführt wurde.

γ) Alpinia calcarata. Versuch (26). Auf sehr dünnen Querschnitten durch den Stengel zeigen die meisten Querwände der Parenchymzellen bei ClZnJ-Färbung zwischen gekreuzten Nicols deutlich überkreuzte Cellulosestränge, sowohl innerhalb wie außerhalb des Sklerenchymringes. Das Bild der Querwände wechselt sehr — wie auch bei anderen Pflanzen. Bei einer Anzahl von Zellen kann man gerade in ClZnJ-Präparaten beobachten, daß die Querwände in vier Quadranten geteilt sind, von denen zwei Addition und zwei Subtraktion ergeben, also sphäritische Anordnung der Cellulosemicelle besitzen. Praktisch genau so verhalten sich die Querwände der Parenchymzellen auf dem Stengelquerschnitt von *Hedychum gardnerianum*.

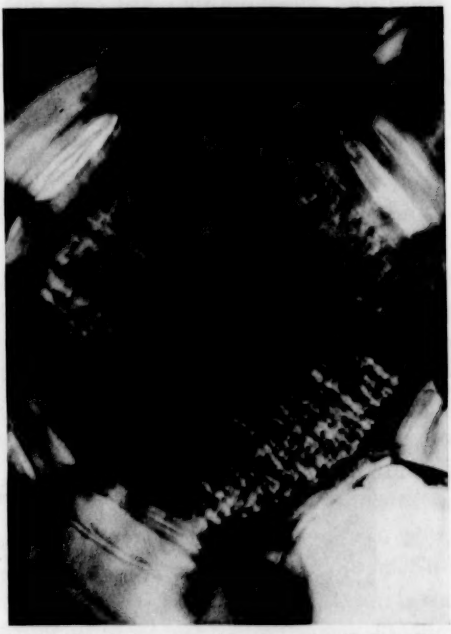


Abb. 12. *Spironema fragrans*, Ausläufer, QS, ClZnJ, + Nicols, gekreuzte Stränge; zu Versuch (27), Vergr. 360:1

δ) Spironema fragrans. Von besonderem Interesse ist das Verhalten der Querwände der Parenchymzellen auf dem Querschnitt durch die Ausläufer der Commelinacee *Spironema fragrans*. Diese monokotylen Stengelorgane besitzen einen etwa durch zehn Parenchymzellreihen von der Epidermis getrennten Sklerenchymring (-mantel), welcher das mechanische Gewebe dieses auf Biegung beanspruchten Organs darstellt. In dieses Festigungsgewebe sind einige Leitbündel eingelassen, die anderen befinden sich im Inneren in der bekannten diffusen Verteilung.

Versuch (27). Die auffällig gleichmäßigen, runden Parenchymzellen zwischen den Leitbündeln lassen auf sehr dünnen Querschnitten mit ClZnJ-Färbung zwischen gekreuzten Nicols, soweit Querwände getroffen worden sind, auffällig gekreuzte Strangsysteme aus Cellulose erkennen,

welche in vielen Zellen deutliche Sphäritenkreuze ergeben, in anderen ± verwaschene zeigen (Abb. 12). Das Parenchym im Inneren des Sklerenchymringes ist zweifellos als neutrale Zone zu betrachten; es wird aber andererseits auch von keinem anderen Gewebe gepreßt. Auch die Parenchymzellen zwischen der Epidermis mit schmaler Collenchymschicht und der Sklerenchymscheide sind auf dem Querschnitt auffällig rund und gleichmäßig. Auf dem mit ClZnJ behandelten Schnitt sieht man auch hier, aber praktisch in allen Querwänden, zwischen gekreuzten Nicols gut geschnittene Sphäritenkreuze (Abb. 13). Zum Unterschied

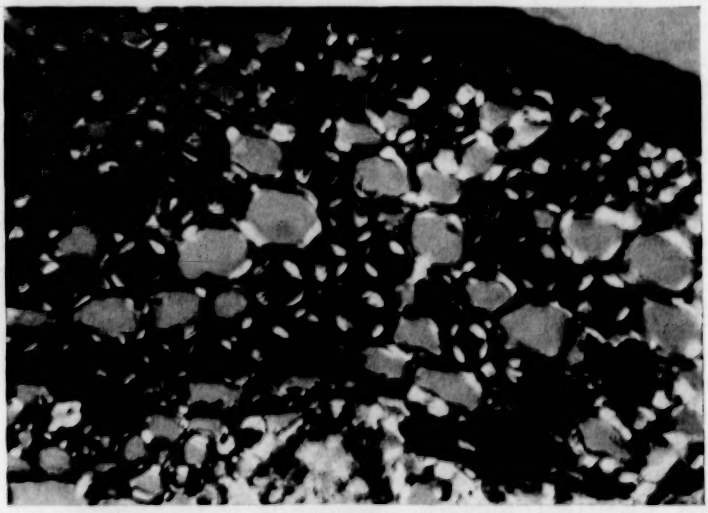


Abb. 13. *Spironema fragrans*, Ausläufer, QS, ClZnJ, + Nicols, Parenchym außerhalb des Sklerenchymringes, zu Versuch (27), Vergr. 80:1

von den Verhältnissen in den dikotylen Stengeln und dem darin vorhandenen radialen Wachstumsdruck, der bei den monokotylen nicht vorkommt (abgesehen von Ausnahmen), sind die Zellen in dieser peripheren Parenchymzone isodiametrisch und zeigen radiale Lagerung der Cellulosemicelle. Das ist aber ein Zeichen dafür, daß die Biegungsenergien auf diesem Stengelquerschnitt von dem Sklerenchymmantel aufgenommen werden und sich auf die außerhalb dieses gelegenen Querwände der Parenchymzellen nicht auswirken können.

VII. Die Querwände der Parenchymzellen in Rhizomen

Die Untersuchung der Querwände der Parenchymzellen in den Rhizomen von 23 verschiedenen Pflanzen hat etwa die gleichen oder doch wenigstens sehr ähnliche Verhältnisse ergeben, wie bei den Stengeln. Die weitgehende Übereinstimmung ist nicht überraschend, da es sich bei beiden Organen um Stengel handelt, wenn auch die ökologischen

Bedingungen, unter denen diese leben, voneinander abweichen. Bei rund einem Viertel der Rhizome wurden sowohl im Rinden- wie auch im Markparenchym in den Querwänden isodiametrischer Zellen nach ClZnJ-Behandlung zwischen gekreuzten Nicols positive Sphäritenkreuze, also sphäritische Textur nachgewiesen, und zwar bei

Helianthus tuberosus, *Physalis alkekengi*,
Houttuynia cordata, *Tussilago farfara*.
Lamium album,

Bei den meisten Rhizomen zeigten die Querwände der Parenchymzellen relativ grobe Struktur mit auffälligen Cellulosesträngen, welche kreuz und quer in den Querwänden verlaufen. Diese sprechen nach ClZnJ-Färbung beim Drehen des Aufsatz-Analysators jeweils mit starker Lichtabsorption an, wenn dessen Schwingungsrichtung mit dem Azimut der einzelnen Stränge zusammenfällt.

Allein im Rhizom von *Symphoricarpus racemosus* sind in den Parenchymzellen besonders des Markes Querwände mit parallel gerichteten schlitzförmigen Tüpfeln anzutreffen. Diese sind in der äußeren Markzone wie bei anderen Holzpflanzen tangential gerichtet, so daß diese Querwände in den positiven Quadranten Subtraktionsfarben, in den negativen aber Additionsfarben zeigen, wenn Untersuchung mit dem Gipsplättchen Rot I. O. erfolgt. Zwischen diesen Zellen und im zentralen Teil des Markes werden häufiger Parenchymzellen angetroffen, deren Zellwände in vier Quadranten geteilt erscheinen. Von diesen geben die positiven Additionsfarben (bis Blau II. O.), die negativen Subtraktionsfarben (Gelbrot bis Braungelb I. O.). Ohne Gipsplättchen lassen diese Zellwände ein dunkles Polarisationskreuz erkennen (positives Sphäritenkreuz). In diesen Querwänden liegt die Cellulosemicelle also auch in radialer Anordnung auf die Einzelzelle bezogen (!) (Sphäritentextur). Auf das Rhizom von *Helianthus tuberosus* soll nun noch näher eingegangen werden.

Helianthus tuberosus

Der Querschnitt durch das Rhizom bietet ganz ähnliche Verhältnisse wie derjenige durch den unterirdischen Stengelteil von *Cirsium arvense*. Das dort Gesagte trifft fast wörtlich für dieses Rhizom zu.

Versuch (28). Im Mark sind zahlreiche isodiametrische, fast runde Zellen vorhanden, welche zwischen gekreuzten Nicols nach ClZnJ-Färbung sehr dünner Querschnitte deutliche Polarisationskreuze zeigen. Die primären Markstrahlen zwischen den Leitbündeln führen radial gestreckte Parenchymzellen, deren Querwände die Orientierung der Zellulosemicelle zum Gesamtquerschnitt in tangentialer Richtung erkennen lassen. An beiden Enden der Markstrahlen sind runde Parenchymzellen gelegen, deren Querwände wiederum zwischen gekreuzten Nicols

dunkle Polarisationskreuze enthalten (Abb. 14). In der Rinde findet man in der Verlängerung der Markstrahlen Gruppen von runden Parenchymzellen, deren Querwände ebenfalls deutliche Sphäritenkreuze nach ClZnJ-Färbung zeigen. Zu beiden Seiten dieser isodiametrischen Zellen, also *vor* den Leitbündeln, sind die Parenchymzellen tangential gestreckt und zeigen auch hier quer zur Streckungsrichtung (Preßrichtung!) orientierte Micelle. Bei Betrachtung des Gesamtquerschnittes des Rhizoms zwischen gekreuzten Nicols mit Gips Rot I. O. ergeben also die radial gestreckten Markstrahlzellen Subtraktionsfarben (Gelb I. O.), die tangential gestreckten Rindenparenchymzellen dagegen Additionsfarben (Blau II. O.), die auf dem Querschnitt isodiametrischen Parenchymzellen im Mark und in der Rinde positive Sphäritenkreuze, d. h. sphäritische Textur. In diesen Zellwänden zeigen die positiven Quadranten Violett bis Blau II. O., die negativen Gelbrot I. O. Auf dem Gesamtquerschnitt wird also bei dieser Betrachtungsweise die verschiedene Micellierung der Parenchymzellen eindrucksvoll demonstriert (vgl. auch Abb. 29a).

Abb. 14. *Helianthus tuberosus*, Rhizom, QS, Markstrahl zwischen 2 Leitbündeln; am Ende des M.-Str. in Rinde und Mark runde Zellen mit Sphäritenkreuzen. Vergr. 80:1, zu Versuch (28)

VIII. Die Querwände der Parenchymzellen in Blattstielen

Entsprechend dem Untersuchungsergebnis der Längswände der Parenchymzellen in Blattstielen, welches mit demjenigen an Stengelorganen erhaltenen völlig übereinstimmt, wurden auch die Querwände in diesen untersucht. Es ergab sich weitgehende Übereinstimmung der Micellartextur der Querwände mit der der Stengelorgane, obwohl irgendwelche Zonierung im Parenchym der Blattstiele in der Ausbildungsweise der Querwände nicht gefunden wurde. Nach Bau und der mechanischen Beanspruchung der Blattstiele dürften weitergehende Differenzierungen innerhalb des Parenchyms auch nicht zu erwarten sein.

Die Querwände im Parenchym der Blattstiele der meisten untersuchten Pflanzen lassen relativ grobe Tüpfelung erkennen. Zwischen den Tüpfeln verlaufen in verschiedenen Richtungen Cellulosestränge.

Versuch (29). Dichroismus. Bei Beobachtung der Querschnitte mit ClZnJ-Reaktion unter dem drehbaren Aufsatz-Analysator zeigen beim Drehen des Analysators jeweils diejenigen Cellulosestränge die stärkste Licht-Absorption (schwarz-violett), welche parallel der Schwingungsrichtung liegen. Infolgedessen werden verschiedene Ansichten der Querwände erzielt.

Abb. 15. *Begonia rex*, Blattstiel, QS, ClZnJ, + Nicols, Parenchymzellen, zu Versuch 29, Vergr. 80:1

Dunkle Polarisationskreuze konnten nur am Querschnitt der Blattstiele von *Anchusa italica*, *Begonia rex* (Abb. 15), *Hosta japonica* und *Lappa major* beobachtet werden. Meist treten unvollständige Polarisationsfiguren auf. Vielfach lassen die Querwände auch nur überkreuzte Cellulosestränge erkennen. Es wurden auch Querwände angetroffen, in denen auch die Überkreuzung unvollständig war und ein großer Anteil der Zellwand aus nur einfach verlaufenden Strängen bestand, so daß bei einer vollen Drehung des Objekttisches um 360° diese einfachen Stränge viermal aufhellten und viermal auslöschten.

Die Blattstiele von *Fraxinus excelsior* und *Pastinaca sativa* enthalten Parenchymzellen mit schlitzförmigen Tüpfeln, welche unter sich in der einzelnen Zellwand parallel angeordnet sind. Auf dem Gesamtquerschnitt war jedoch keine regelmäßige Anordnung zu erkennen.

IX. Die Querwände der Parenchymzellen in Wurzeln

Die Untersuchung der Querwände von Parenchymzellen in Stengelorganen hat Ergebnisse gezeitigt, welche wohl als überraschend bezeichnet werden dürfen. Es konnte daraufhin wohl mit einer gewissen Spannung die entsprechende Prüfung der Querwände der Wurzelparenchymzellen in Angriff genommen werden, zumal

nach der in der Einleitung schon getroffenen Feststellung eine Besonderheit der Parenchymzellen aus verschiedenen Organen darin besteht, daß der Querschnitt immer das gleiche Bild zeigt, „sehr regelmäßige, meist sechseckige Zellen".

Viele Wurzeln der Monokotyledonen besitzen eine sehr breite parenchymatische Rinde, deren Zellen im Querschnitt meist sehr regelmäßig gestaltet sind. Die Zellen sind um den Zentralzylinder gelegentlich in regelmäßigen konzentrischen Reihen angeordnet. Die Zellen besitzen von innen nach außen zunehmend größere Durchmesser und erscheinen dann auch noch in radialen Reihen angeordnet.

Die Wurzeln der Dikotyledonen sind dagegen (abgesehen vom Primärzustand) meist relativ arm an Parenchymzellen. Häufig sind diese nur auf eine schmale Rindenzone begrenzt und auf die eventuell vorhandenen Markstrahlen. An diesen Stellen sind die Zellen dann radial bzw. tangential gestreckt.

a) Wurzeln der Dikotyledonen. Auf dem Querschnitt der dikotylen Wurzeln liegen anatomisch sehr ähnliche Verhältnisse vor wie bei den Stengeln mit dem wesentlichen Unterschied, daß das Mark fehlt. Die Rindenschicht ist im allgemeinen nur von geringer Ausdehnung, aber auch hier steht die Rinde unter dem Einfluß des radialen Wachstumsdruckes vom Zentralzylinder her. An 15 verschiedenen Wurzeln wurden die Querwände der Parenchymzellen bislang geprüft, von denen einige besprochen werden sollen.

α) Cyclanthera explodens. Die Wurzeln der Cucurbitacee *Cyclanthera explodens* und diejenige von *Ecballium elaterium* sind einander sehr ähnlich. Beide zeichnen sich durch einen sich schnell vergrößernden Holzkörper aus, der mit weiten Gefäßen ausgestattet ist und sich gegen die Rinde zu stark erweitert. Parenchymzellen sind nur in der Rinde und in den Markstrahlen vorhanden, sämtlich gestreckt.

Versuch (30). Die Rindenparenchymzellen, tangential gestreckt, lassen zwischen gekreuzten Nicols, wie auch zusätzlich mit dem Gipsplättchen, Aufhellung bzw. Additionsfarben auf den Querwänden erkennen, wenn sie in ihrer Längserstreckung unter -45^0 diagonal orientiert sind. Die schlitzförmigen Tüpfel liegen in diesen Querwänden in radialer Richtung zum Wurzelquerschnitt.

Versuch (31). Werden mit ClZnJ gefärbte Querschnitte unter dem drehbaren Aufsatz-Analysator geprüft, so tritt stärkste Lichtabsorption auf, wenn die Schwingungsrichtung des Analysators in Richtung eines Radius des Schnittes verläuft (dunkelviolett); wenn diese dagegen in tangentialer Richtung liegt, so tritt Aufhellung der Querwände ein (hellviolett), also Reticulartextur der Rindenparenchymzellen. Alle Prüfungsergebnisse sprechen für Hauptorientierung der Cellulosemicelle in radialer Richtung zum Wurzelquerschnitt, also quer zur Längserstreckung der Zellen und in Richtung des Preßdruckes vom Holzkörper aus, genau wie auf den Stengelquerschnitten.

Versuch (32). Die Parenchymzellen in den Markstrahlen verhalten sich gerade umgekehrt in bezug auf die in der Schnittebene gelegenen Zellwände. Die auch bei diesen Zellen schlitzförmigen Tüpfel liegen in tangentialer Richtung. Die Zellwände zeigen zwischen gekreuzten Nicols und Gips Rot I. O. Subtraktionslage, wenn die Richtung der Markstrahlen

diagonal unter + 45° verläuft. Die Cellulosemicelle muß also quer zu dieser Richtung orientiert sein und parallel zu den Tüpfelschlitzen. Besonders aufschlußreich für die streng lokale Auswirkung des Wachstumsdruckes sind die äußeren Enden der parenchymatischen Markstrahlen in der Rinde. Diese stehen unter dem tangentialen Wachstumsdruck der sektorenartigen Holzteile. Das äußere Ende der Markstrahlen drängt sich deutlich abgegrenzt in das Rindenparenchym hinein, welches ja aus den tangential gestreckten Parenchymzellen besteht; die tangential getüpfelten Rindenzellen werden dabei auseinander gedrängt. In Abb. 16 ist ein solches Ende gezeichnet. Der Verlauf der Zellen beider Parenchymsysteme ist deutlich abzugrenzen, sowohl bei ClZnJ-Färbung mit dem Analysator wie auch im unbehandelten Schnitt zwischen gekreuzten Nicols (aufgehellte Zellwände und Verlauf der Tüpfel), ferner zusätzlich mit dem Gipsplättchen (Additions- und Subtraktionsfarben). Die Tüpfel stehen von Zelle zu Zelle im Winkel von 90° zueinander gedreht, ebenso die Micelle in den beiderseitigen Querwänden.

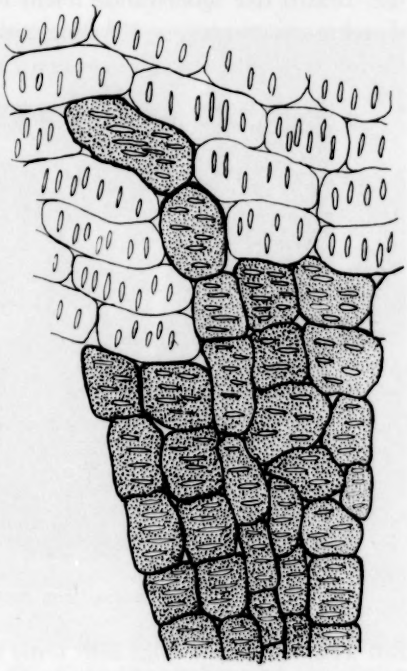


Abb. 16. *Cyclanthera explodens*, Wurzel, QS, Zeichnung nach ClZnJ-Präp. + Nicols; Markstrahlzellen drängen sich zwischen Rindenparenchymzellen; zu Versuch (32)

β) Helianthus annuus. Die Wurzel von *Helianthus annuus* enthält Parenchymzellen nur in der sekundären Rinde. Diese sind tangential gestreckt.

Versuch (33). Ein vollständiger Querschnitt durch die Wurzel mit ClZnJ-Färbung zeigt zwischen gekreuzten Nicols die Rindenzellen in den Diagonallagen aufgehellt, und zwar in den positiven Quadranten in der gelblichbraunen Farbe des Jods, in den negativen dagegen in lichtem Grau. Die Jodfarbe gibt Addition an, das helle Grau Subtraktion. In den Orthogonallagen erscheinen die Rindenparenchymzellen ausgelöscht. Dreht man den Objekttisch mit dem etwas zentrierten Querschnitt einmal um 360°, dann hellt jede Rindenparenchymzelle viermal auf und löscht viermal aus. Das bedeutet aber, daß die Hauptorientierung der Micelle in den Querwänden der Rindenparenchymzellen in Richtung des Radius durch den Wurzelquerschnitt gelegen ist (Abb. 17, *Datura suaveoleus*).

γ) Bocconia japonica. Sehr reichlich Rinden- und Markstrahlparenchym enthält die Wurzel von *Bocconia japonica.*

Versuch (34). An sehr dünnen Querschnitten, welche mit ClZnJ gefärbt sind und schon mehrere Wochen gelegen haben, ist die Textur der Querwände besonders gut zu erkennen. Die Rindenparenchymzellen mit langen schlitzförmigen Tüpfeln lassen zwischen gekreuzten Nicols die Textur der Querwände leicht erkennen, wenn diese mit dem Längsdurchmesser unter — 45° diagonal gerichtet liegen. Dann leuchten die Cellulosestränge im gelbbraunen Farbton des Jods unter + 45° hell auf.

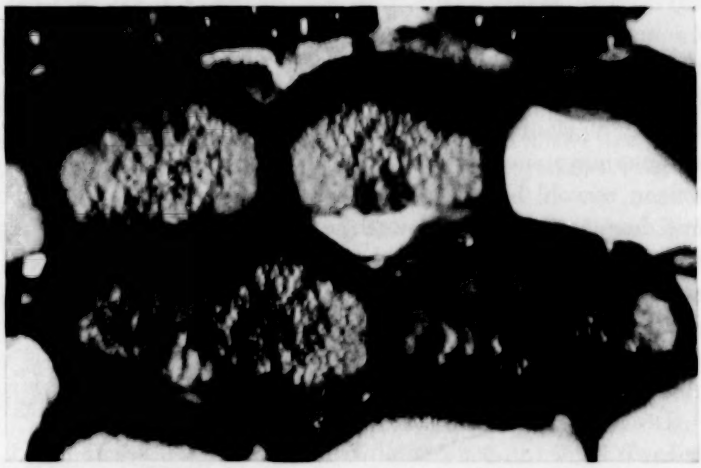


Abb. 17. *Datura suaveolens*, Wurzel, QS, ClZnJ, + Nicols, Rindenparenchymzellen, Cellulosestränge radial gerichtet. Vergr. 200:1, zu Versuch (33)

Ein Teil der Zellen zeigt sehr feine Cellulosestränge, ein anderer gröbere. Entprechend sind dann auch die Tüpfel gestaltet. Dreht man die Zellen nach links weiter, dann löschen die Cellulosestränge unter 0° orthogonal aus und hellen unter — 45° im Grauton wieder auf.

Die reichlich vorhandenen radial gestreckten Markstrahl-Parenchymzellen zeigen das gerade entgegengesetzte Verhalten. Die schlitzförmigen Tüpfel liegen meist in drei bis vier Reihen nebeneinander in den Querwänden, tangential im Schnitt orientiert. Die Cellulosestränge zwischen diesen leuchten gelbbraun, wenn die Tüpfel nach + 45° orientiert sind. In der Rinde kann man am Querschnitt beobachten, wie am Ende der Markstrahlen Zellen aneinander grenzen, deren schlitzförmige Tüpfel unter 90° gegeneinander gerichtet sind.

δ) Vicia faba. Das Rindenparenchym der Keimwurzel *Vicia faba* umfaßt 88,9% des Gesamtquerschnittes, der Zentralzylinder 11,1%, davon entfallen noch 11,1% auf das Markparenchym, das sind 1,2% vom Gesamtquerschnitt. Die Zellen der Wurzelrinde sind relativ groß (maximal wurden 40 μ Durchmesser festgestellt), isodiametrisch, fast rund.

Versuch (35). An Querschnitten mit ClZnJ gefärbt sind zahlreiche kleine Tüpfel zu erkennen, die im Randfeld angereichert sind. Die Querwand wird in verschiedenen Richtungen durchzogen von ± derben Cellulosesträngen. Unter dem drehbaren Aufsatz-Analysator werden unter verschiedenen Azimuten jeweils diejenigen Cellulosestränge dunkel (stärkste Lichtabsorption), welche parallel zur Schwingungsrichtung liegen (rotierender Dichroismus).

Versuch (36). Zwischen gekreuzten Nicols erkennt man in unbehandelten Querschnitten in den Querwänden feine gekreuzte Cellulose-Stränge, welche beim Drehen des Objekttisches abwechselnd aufhellen und auslöschen.

Abb. 18. *Vicia faba*, Keimwurzel, QS, ClZnJ, gekreuzte Cellulosestränge, + Nicols; zu Versuch (36), Vergr. 360:1

Versuch (37). Zwischen gekreuzten Nicols sieht man in sehr dünnen, mit ClZnJ behandelten Querschnitten deutlich überkreuzte Strangsysteme von Cellulose (Abb. 18). Diese können entweder sehr symmetrisch sein, dann erkennt man bei etwa 100facher Vergrößerung viele Querwände in vier gleich große Quadranten geteilt, von denen die beiden positiven die gelbbraune Jodfarbe (Addition) ergeben, die beiden anderen dagegen ein helles Grau. (Subtraktion). Bei etwa 400facher Vergrößerung erkennt man dann anstelle eines Polarisationskreuzes ein auf der Spitze stehendes dunkles Quadrat, dessen vier Seiten helle Felder begrenzen (statt der einspringenden Winkel zwischen den Balken des Kreuzes), welche in die vier diagonalen Richtungen weisen. Bei Einschalten des Gipsplättchens Rot I. O. ergeben die beiden positiven Felder etwa das Violett II. O., die beiden negativen das Gelbrot I. O. Diese Polarisationsfigur entspricht also einem positiven Sphäritenkreuz. Andere Querwände ergeben keine so symmetrische Quadrantenteilung, sondern unregelmäßige Anordnungen. Infolgedessen treten auch asymmetrische Polarisationsfiguren auf, wie z. B. auf der Spitze stehende Rechtecke oder ähnliche (vgl. Abb. 20).

Die Querwände der Parenchymzellen im Mark des Zentralzylinders verhalten sich genau so wie die der Rinde. — Die Keimwurzel der *Vicia faba* im primären Stadium läßt also analoge Verhältnisse erkennen, wie sie im folgenden Abschnitt für die monokotylen Wurzeln beschrieben werden. Die Parenchymzellen des Markes im Zentralzylinder und in der primären Rinde haben sich ohne seitliche Pressung durch andere sich ausdehnende Gewebekomplexe entwickelt und zeigen daher runde Querwände mit ± symmetrisch ausgebildeten überkreuzten Strangsystemen aus Cellulose. Sie kommen dadurch den Zellen mit sphäritischen Zellwänden sehr nahe.

b) Wurzeln der Monokotyledonen. Nach den Ergebnissen, welche an den Querwänden der Parenchymzellen auf den Querschnitten dikotyler und monokotyler Stengel, sowie an den dikotylen Wurzeln gewonnen worden sind, dürfte mit bestimmten Erwartungen an die Untersuchung der Wurzeln monokotyler Pflanzen herangegangen werden.

α) *Agapanthus africanus.* Auch diese Wurzel besitzt eine sehr mächtige parenchymatische Rinde um den engen Zentralzylinder. Diese macht 77,7% des Gesamtquerschnittes aus, während der Zentralzylinder nur mit 1,34% und das Cutisgewebe mit 20,96% daran beteiligt sind. Von den Querwänden ist in unbehandelten Schnitten zwischen gekreuzten Nicols nur wenig, mit dem Gipsplättchen nichts zu erkennen.

Versuch (38). Im gewöhnlichen Lichtmikroskop erkennt man an Schnitten mit der ClZnJ-Reaktion bei deutlicher Violettfärbung, daß in sehr dünnen Präparaten Zellen mit Querwänden regelmäßig abwechseln mit solchen ohne solche, bei denen die Querwände nicht getroffen worden sind, also höher oder tiefer gelegen haben. Die Querwände tragen zahlreiche kleine Tüpfel, welche in der Randzone gehäuft liegen, nach der Mitte zu aber abnehmen und nur noch verstreut liegen. Die Zellwand ist sehr fein strukturiert, erscheint in der Randzone hell wegen der zahlreichen Tüpfel, im Mittelfeld dagegen dunkel.

Versuch (39). Bei Betrachtung unter dem drehbaren Aufsatz-Analysator erscheint in sämtlichen Querwänden ein dunkler Balken durch die Zellwandmitte, welcher parallel zur Schwingungsrichtung des Analysators gerichtet ist. Dreht man den Aufsatz-Analysator, so drehen sich in allen Zellen mit Querwänden die dunklen Balken um den Mittelpunkt der Querwände im gleichen Drehungssinn, genau wie in den Markzellen des unterirdischen Stengels von *Cirsium arvense*: „Rotierender Dichroismus". Diese Erscheinung ist schon ein Beweis dafür, daß die Cellulosemicelle in den Querwänden sphäritisch gelegen sein muß.

Versuch (40). Der endgültige Beweis für die sphäritische Orientierung der Micelle wird erst zwischen gekreuzten Nicols erbracht (Abb. 19). In Schnitten mit der ClZnJ-Reaktion erscheint in jeder Zelle mit Querwand ein sehr regelmäßiges dunkles Polarisationskreuz, und zwar auf

dem ganzen Querschnitt in allen Zellen gleichzeitig (vgl. dazu die *Zantedeschia*-Wurzel). Viele Kreuze zeigen ein etwas größeres Mittelfeld, andere sind scharf geschnitten bis zum Kreuzungspunkt der Balken. Auf Querschnitten, welche nach der ClZnJ-Behandlung mehrere Wochen in der abgedampften Lösung gelegen haben, und nur noch hellrot gefärbt erscheinen, werden die Querwände ganz hell und tragen ein besonders klares Kreuz. Die Erscheinung wird um so klarer, je mehr Jod aus dem Schnitt verdampft ist. Man kann auf einem vollständigen Querschnitt

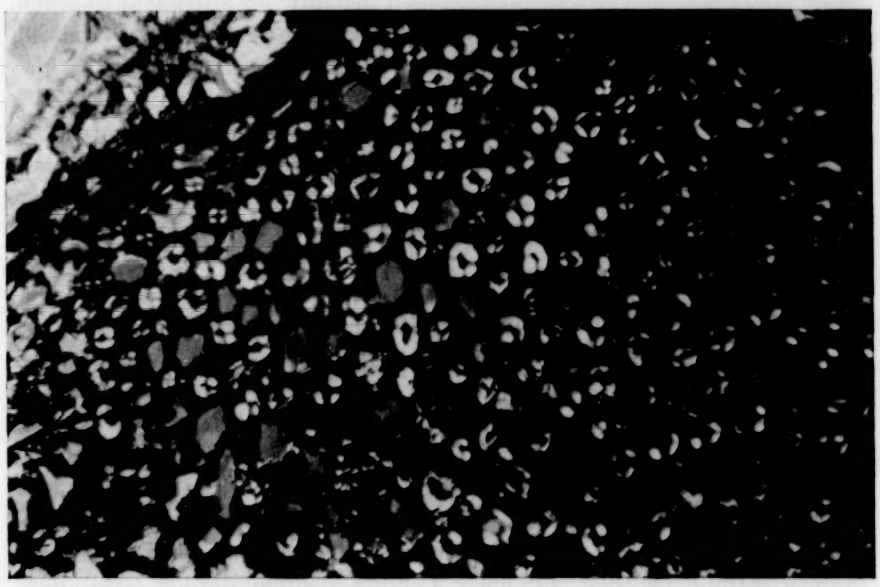


Abb. 19. *Agapanthus africanus*, Wurzel-Rinde, QS, ClZnJ, + Nicols, zahllose Sphäritenkreuze, zu Versuch (40), Vergr. 80:1

durch die Wurzel gleichzeitig bis über 200 Querwände mit deutlichen Kreuzen sehen, ein sehr eindrucksvolles Bild! Mit dem Gipsplättchen Rot I. O. treten in den positiven Quadranten der Querwände Additionsfarben auf, ein Zeichen dafür, daß es sich um positive Kreuze handelt. In der Wurzel von *Agapanthus* liegen also Querwände der Parenchymzellen vor, mit ausgesprochener sphäritischer Orientierung der Cellulosemicelle. Nur im Mittelfeld sind die Micelle mit den benachbarten vernetzt. Diese Wurzel speziell ist ein ausgezeichnetes Demonstrationsobjekt für diese Erscheinung.

β) Clivia nobilis. Die Wurzel von *Clivia nobilis* besitzt auf dem Querschnitt eine sehr mächtige parenchymatische Rinde. Der Zentralzylinder machte bei den untersuchten Exemplaren etwa 0,46% der Gesamtquerschnittsfläche aus, das Rindenparenchym dagegen 79%, die Wurzelrinde außerhalb der Exodermis 20,54%. Die Parenchymzellen besitzen

polyedrische Gestalt und bilden ein unregelmäßiges Maschenwerk auf dem Querschnitt, ferner wechseln Zellen von kleinerem und größerem Querschnitt miteinander ab.

Auf unbehandelten Querschnitten ist zwischen gekreuzten Nicols von den Querwänden nur wenig zu sehen, mit dem Gipsplättchen nichts.

Versuch (41). Mit der ClZnJ-Reaktion färben sich die Querwände intensiv violett. Die Tüpfelung ist unterschiedlich bei Untersuchung im gewöhnlichen Licht, entweder sind gröbere oder nur feinere Tüpfel vorhanden. Diese sind immer im Randfeld gehäuft, im Mittelfeld dagegen nur vereinzelt vorhanden, so daß dieses dunkel gegenüber dem Randfeld erscheint.

Versuch (42). Zwischen gekreuzten Nicols sieht man im ClZnJ-Präparat in den Querwänden zahlreicher Zellen dunkle Polarisationskreuze von verschiedener Gestalt. Einzelne sind scharf geschnitten, andere besitzen ein $\pm$ großes dunkles Mittelfeld, andere weichen von der Kreuzform stärker ab und besitzen die Gestalt von auf der Spitze stehenden Quadraten bis Rechtecken, wie solche schon in der Wurzel von *Vicia faba* bei überkreuzten Strangsystemen gefunden wurden. Die Kanten dieser letzteren Figuren entsprechen in der Orientierung den einspringenden Winkeln zwischen den Balken des Kreuzes. Diese sind nach den Diagonallagen $+ 45^0$ und $- 45^0$ orientiert. Schaltet man das Gipsplättchen Rot I. O. ein, dann sind diese sonst hellen Stellen blau (II. O.) bzw. gelb (I. O.). Diese Farben treten besonders gut an alten ClZnJ-Präparaten hervor, wenn die Schnitte nur noch sehr wenig Jod enthalten. Das Mittelfeld der Querwand ist dichter strukturiert. Wird nur der Analysator verwendet und gedreht, so erscheinen die der Schwingungsrichtung parallel laufenden Cellulosestränge dunkel. Bei den dichteren Querwänden verläuft dann als großer Durchmesser der Zellwand ein dunkler Balken mitten durch die Zelle, welcher sich mit dem Analysator um den Zellmittelpunkt dreht. Bei den mit gröberen Tüpfeln versehenen Querwänden werden die Cellulosestränge parallel zur Schwingungsrichtung dunkel. Bei diesen Querwänden verlaufen die Cellulosestränge am Rande mehr oder weniger weit sphäritisch, während diese nach der Zellmitte zu sich überkreuzen und dabei vernetzen. Auf diese Weise kommen die sehr unterschiedlichen Polarisationsfiguren zwischen gekreuzten Nicols zustande, welche mehr oder weniger stark von der Kreuzform abweichen können (vgl. Abb. 20).

Versuch 43). Auf dem Gesamtquerschnitt erscheinen zwischen gekreuzten Nicols mit den Gipsplättchen Rot I. O. die in den außerhalb der Exodermis gelegenen Zellen mit radial gerichteten Verdickungsleisten in den positiven Quadranten in Additionsfarben (Blau II. O.), in den negativen in Subtraktionsfarben (Gelb I. O.), entsprechend der Orientierung der Micelle in den Leisten parallel der Längsrichtung (Fadenstruktur).

γ) Ruscus aculeatus. In der Wurzel dieser Liliacee liegt ein relativ grober Typus der Querwandtextur vor.

Versuch (44). Auf sehr dünnen unbehandelten Querschnitten treten zwischen gekreuzten Nicols in den Querwänden ab und zu aufhellende Cellulosestränge auf, welche bei eingeschaltetem Gipsplättchen aber nicht mehr zu erkennen sind. Werden die Schnitte mit ClZnJ behandelt, so sieht man auf den Querwänden von nur relativ geringem Durchmesser eine Anzahl größerer Tüpfel, getrennt durch dunkle Cellulosestränge. Bei Betrachtung mit dem Aufsatz-Analysator werden nacheinander von diesen jeweils diejenigen dunkel, welche der Schwingungs-Richtung parallel liegen, während die übrigen aufhellen. Auf diese Weise erhält man beim Drehen das Analysators um 360° mehrfach verschiedene Ansichten der Querwände, je nach dem Azimut der einzelnen Stränge. Dieses Verhalten der Querwände ist ein Zeichen dafür, daß diese relativ grobe Stränge enthält, welche in verschiedenen Richtungen gelegen sind, aus parallel gerichteter Cellulosemicelle bestehen und untereinander vernetzt sind.

Abb. 20. *Alpinia calcarata*, Wurzel, QS, ClZnJ, + Nicols, Polarisationsfigur, Vergr. 360:1, zu Versuch (42)

Versuch (45). Zu dem gleichen Ergebnis führt auch die Untersuchung der mit ClZnJ gefärbten und abgedunsteten Querschnitte zwischen gekreuzten Nicols mit dem Gipsplättchen Rot I. O. Man erkennt in den Querwänden, welche bei einer Drehung des Präparates um 360° ihr Aussehen praktisch nicht ändern, unter jedem Azimut ± kurze Anteile von Cellulosesträngen gleichzeitig und nebeneinander in Additions- und Subtraktionsfarben leuchten, also etwa im Blau II. O. und im Gelb I. O. Irgendwelche besondere Polarisationsfiguren treten dabei nicht auf. So wie die Wurzeln von *Ruscus aculeatus* verhalten sich auch verschiedene andere.

δ) Zantedeschia aethiopica. Eine Wurzel ganz besonderer Prägung ist die von *Zantedeschia aethiopica*. Der Querschnitt zeigt die mächtig entwickelte parenchymatische Rinde um den Zentralzylinder von einer

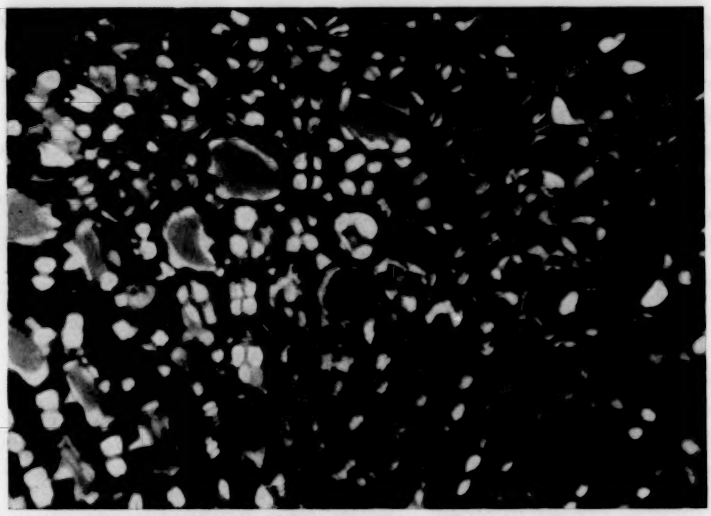


Abb. 21. *Zantedeschia aethiopica*, Wurzel, QS, ClZnJ, + Nicols, zu Versuch (47), Vergr. 80:1

Abb. 22. *Zantedeschia aethiopica*, Wurzel, QS, wie Abb. 21, Vergr. 360:1

seltenen Gleichmäßigkeit. Die Parenchymzellen sind in 16—20 konzentrischen Reihen angeordnet. Der Durchmesser der Einzelzellen nimmt von der Endodermis gegen das Cutisgewebe allmählich zu. Die Par-

enchymzellen liegen infolgedessen auch in regelmäßigen radialen Reihen auf dem Querschnitt angeordnet. Es wurden 60—100 solcher Radialreihen gezählt. Die einzelne Zelle ist praktisch kreisförmig im Querschnitt, mitunter auch in den Radialreihen etwas seitlich abgeflacht. Zwischen je vier Zellen befindet sich ein entsprechender Intercellularraum.

Versuch (46). Mittels der ClZnJ-Reaktion ist festzustellen, daß die zahlreichen Tüpfel am Rande der Querwände gehäuft sind, nach der Mitte

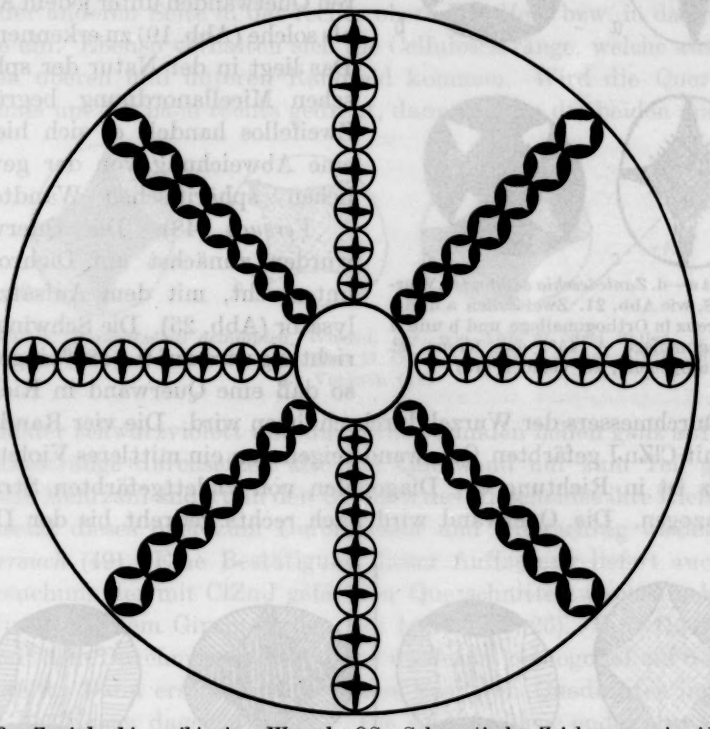


Abb. 23. *Zantedeschia aethiopica*, Wurzel, QS. Schematische Zeichnung, wie Abb. 21, zu Versuch (46)

zu kleiner werden und verarmen, so daß ein dunkles Mittelfeld bleibt. Mit der seitlichen Abflachung der Zellen werden auch die Querwände und auch damit die Tüpfelfelder in radialer Richtung etwas gestreckt.

Versuch (47). Zwischen gekreuzten Nicols sieht man auf dem ganzen Schnitt in regelmäßiger Abfolge mit „leeren" Zellen (deren Querwände nicht getroffen sind) in allen Zellen mit Querwänden gut erkennbare Polarisationskreuze (Abb. 21) von besonderer Gestalt, aber nur in denjenigen Zellen, welche auf solchen Wurzeldurchmessern liegen, die den Orthogonallagen parallel oder nahe benachbart sind (Abb. 22). Beim Drehen des Objekttisches mit dem Querschnitt, in dessen Mittelpunkt derjenige des Fadenkreuzes liegen muß, bleibt diese Orientierung am Schnitt (Abb. 23) erhalten. Das Auftreten der Polarisationskreuze in

den Querwänden der Parenchymzellen auf jedem Durchmesser durch den Mittelpunkt des Querschnittes ist also an eine ganz bestimmte Orientierung des Schnittes auf dem Objekttisch des Polarisationsmikroskopes gebunden. In den Diagonallagen hellen die Kreuze auf (Abb. 24). Das ist ein ganz besonderes Verhalten, da die Sphäritenkreuze in allen anderen Querwänden unter jedem Azimut als solche (Abb. 19) zu erkennen sind. Das liegt in der Natur der sphäritischen Micellanordnung begründet. Zweifellos handelt es sich hier um eine Abweichung von der gewöhnlichen sphäritischen Wandtextur.

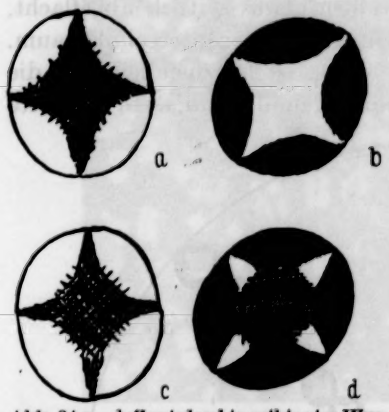


Abb. 24a—d. *Zantedeschia aethiopica*, Wurzel, QS, wie Abb. 21. Zwei Zellen a und c mit Kreuz in Orthogonallage und b und d in Diagonallage + 45°: das Kreuz ist aufgehellt; zu Versuch (46)

Versuch (48). Die Querwände wurden zunächst auf Dichroismus untersucht, mit dem Aufsatz-Analysator (Abb. 25). Die Schwingungsrichtung wird auf 0—180° eingestellt, so daß eine Querwand in Richtung des Durchmessers der Wurzel durchschnitten wird. Die vier Randfelder der mit ClZnJ gefärbten Querwand zeigen nun ein mittleres Violett, das Kreuz ist in Richtung der Diagonalen von violettgefärbten Strängen durchzogen. Die Querwand wird nach rechts gedreht bis der Durch-

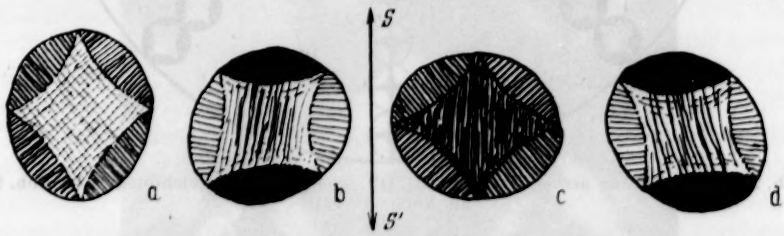


Abb. 25a—d. *Zantedeschia aethiopica*, Wurzel, QS, vier Zellen, wie Abb. 21, aber unter Aufsatz-Analysator; *S-S'* Schwingungsrichtung; a 0—180°, b + 45°, c 90—270°, d — 45°; zu Versuch (47)

messer diagonal + 45° deckt. Die beiden Randfelder, welche quer zur Schwingungsrichtung liegen (Abb. 25b), werden schwarzviolett, also stärkste Lichtabsorption, es verläuft die Micelle hier also unter 45° schräg zum langen Schenkel des Kreuzes. Die beiden anderen Felder erfahren starke Aufhellung. Im Feld des Kreuzes sieht man die in der vorhergehenden Stellung unter — 45° diagonal verlaufenden violett gefärbten Stränge nun dunkel-violett parallel der Schwingungsrichtung verlaufen. Wird die Querwand weitergedreht bis auf die Orthogonal-

lage 90—270°, so nehmen die vier Randfelder wieder eine mittlere Violettfärbung an (die dunklen hellen auf, die hellen werden dunkler), aber das Mittelfeld zeigt dunkle Stränge (stärkste Lichtabsorption). Es verlaufen also Stränge, welche aus dem linken oberen und unteren Randfeld der Querwand auf die Längsachse unter dem Winkel von 45° gerichtet sind, in diesem aber *quer* zum längeren Balken des Kreuzes und treten unter abermaligem Knicken unter einem Winkel von 45° nach der anderen Seite in das rechte obere Randfeld bzw. in das rechte untere ein. Ebenso verhalten sich die Cellulosestränge, welche aus dem rechten oberen und unteren Randfeld kommen. Wird die Querwand nochmals um 45° nach rechts gedreht, dann werden die beiden anderen

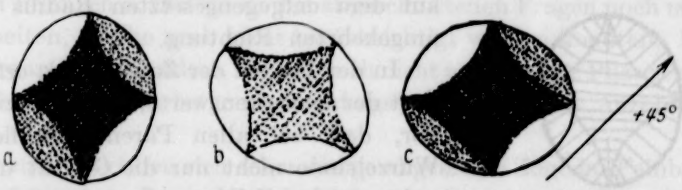


Abb. 26a—c. *Zantedeschia aethiopica*, Wurzel, QS, wie Abb. 21, drei Zellen, + Nicols mit Gips Rot I. O.; Schraffierung Blau II. O.; a 0—180°, b — 45°, c 270—90°. Zu Versuch (48)

Randfelder schwarzviolett und die vorher dunklen hellen ganz auf. Die Cellulosestränge durchsetzen also die Querwand nur zum Teil geradlinig, die Mehrzahl ändert an den Grenzen des Mittelfeldes ihre Richtung, durchsetzt dieses quer zum Durchmesser und tritt schräg wieder aus.

Versuch (49). Eine Bestätigung dieser Auffassung liefert auch die Untersuchung der mit ClZnJ gefärbten Querschnitte zwischen gekreuzten Nicols mit dem Gipsplättchen Rot I. O. (Abb. 26). Eine Querwand wird mit dem Durchmesser der Wurzel wiederum orthogonal auf 0—180° eingestellt. Dann erscheinen die beiden positiven Quadranten im Blau II. O., das Kreuz dagegen dunkel. Die Additionslage endet also an der Grenze des Kreuzes. Dreht man nun die Zellwand nach links bis der lange Balken diagonal unter — 45° liegt, dann erscheint bei vielen Querwänden das ganze Mittelfeld, also die Kreuzfläche, im Blau II. O., man sieht blaue Stränge parallel verlaufen zu dem kurzen Balken des Kreuzes. Die beiden vorher blauen Randfelder zeigen nun das Rot I. O. (Grundfarbe des Gesichtsfeldes, ohne Gipsplättchen Auslöschung). Bei der weiteren Drehung bis auf 90—270° werden dann die beiden anderen Randfelder blau (II. O.). Es verlaufen also zahlreiche Cellulosestränge quer zu dem Balken des Kreuzes im Durchmesser der Wurzel, welche das Aufhellen der Kreuze in den Diagonallagen verursachen.

Versuch (50). Am einfachsten erhält man über die Hauptrichtung der Cellulosestränge im Mittelfeld (Kreuz) der Querwände Aufschluß durch Untersuchung des unbehandelten Wurzelquerschnittes zwischen

gekreuzten Nicols. Ein Wurzelradius wird diagonal unter — 45° orientiert. Dann sieht man im Mittelfeld der Querwand genau quer zum Radius unter + 45° aufgehellt zahlreiche Stränge verlaufen, dazwischen lange, schlitzförmige Tüpfel. Die Helligkeit der Stränge ist nicht groß, aber hinreichend, sie einwandfrei zu erkennen. Sogar nach Einschalten des Gipsplättchens Rot I. O. sind diese Stränge im schwachen Violett II. O. zu sehen. In Abb. 27 ist schematisch eine Querwand mit dem Umriß des Kreuzes gezeichnet. Dazu sind einige der Cellulosestränge in dem zweimal geknickten Verlauf in der Querwand eingetragen.

In allen Zellen, die auf einem Radius hintereinander auf dem Wurzelquerschnitt liegen, erfolgt der Verlauf der Cellulosestränge gleichsinnig, auf dem entgegengesetzten Radius in der umgekehrten Richtung.

Abb. 27. *Zantedeschia aethiopica*, Wurzel, QS. Eine Querwand schematisch: Verlauf der Cellulosestränge, gekniet im Feld des Kreuzes, zu Versuch (49)

In der Wurzel der *Zantedeschia aethiopica* liegt der bemerkenswerte, bisher einzige Fall vor, daß bei allen Parenchymzellen der Wurzelrinde nicht nur die Gestalt und Anordnung der Zellen außerordentlich regelmäßig ist, sondern daß auch der Verlauf der Cellulosestränge in den Querwänden gegenüber zahlreichen anderen Wurzeln Komplikationen aufweist und jeweils bei den auf einem Durchmesser liegenden, durch die gesamte Wurzel übereinstimmend, aber auf den beiden Radien entgegengesetzt gerichtet ist. Die Orientierung der Sphäritenkreuze in den Querwänden der Wurzelparenchymzellen ist bedingt durch die Symmetrieverhältnisse.

X. Zusammenfassung der Ergebnisse der Untersuchung der Querwände von Parenchymzellen in Stengelorganen und Wurzeln

Hat die Untersuchung der Längswände der Parenchymzellen in Stengeln und Wurzeln eine grundsätzliche Verschiedenheit der Textur entsprechend der Verschiedenheit der mechanischen Beanspruchung beider Organgruppen, jeweils als ganzes Organ betrachtet, ergeben, so ist doch von den Querwänden der Parenchymzellen dieser beiden Organgruppen zu sagen, daß diese grundsätzlich weitgehend übereinstimmen, soweit die bisherigen Untersuchungen hinreichen. Es besteht soweit Übereinstimmung, als die Querwände von Parenchymzellen, welche ohne einseitigen Wachstumsdruck anderer Zellgruppen, isodiametrische Querschnitte und besonders isodiametrische Querwände und darin ± sphäritische bis überkreuzte Orientierung der Cellulosemicellen in diesen Querwänden erkennen lassen. Sind dagegen die Parenchymzellen auf dem Querschnitt einseitigem Druck stärker wachsender und sich vermehrender Zellgruppen ausgesetzt, so werden der Querschnitt der Par-

enchymzellen und besonders die Querwände der Parenchymzellen einseitig — in radialer oder tangentialer Richtung — gepreßt und deformiert. In diesen Parenchymzellen zeigen die Querwände Beeinflussung der Hauptorientierungsrichtung der Cellulosemicelle, so daß diese im wesentlichen in Richtung des einseitigen Preßdruckes gelagert ist.

E. Diskussion

In den mitgeteilten Untersuchungen an 55 Stengeln, 23 Rhizomen, 29 Blattstielen, 34 Wurzeln, ist ein Überblick gegeben worden, über die submikroskopische Textur der Zellwände von Parenchymzellen. Die Untersuchungen wollen noch nicht als abgeschlossen gelten. Die untersuchten Pflanzen enthalten zu den angeschnittenen Fragen noch manche Einzelheiten, welche noch nicht berücksichtigt werden konnten. Ferner ist zu erwarten, daß andere, bislang noch nicht untersuchte Pflanzentypen noch Besonderheiten bergen. Einzelergebnisse in großer Anzahl liegen bereits vor.

Trotzdem zeichnen sich schon einige allgemeine Züge im Feinbau der Zellwände der als Parenchym bezeichneten Gewebe ab. Die vielleicht allgemeinste Eigentümlichkeit ist die, daß bei allen untersuchten, parallelotropen Organen die Textur der Längswände (welche parallel der Längsachse der Organe orientiert sind), ganz gleichgültig, ob die Zellen isodiametrisch geblieben sind oder sich gestreckt haben, eine andere ist, als bei den Querwänden (welche transversal zur Längsachse orientiert sind). Aus diesem Grunde wurden diese beiden Gruppen von Zellwänden jeweils getrennt und unter sich im Zusammenhang behandelt.

Ein weiteres interessantes Ergebnis ist zweifellos die Tatsache, daß in allen Pflanzenorganen, welche auf Biegungsfestigkeit (oder Knickfestigkeit) beansprucht werden, nicht nur die von Frey-Wyssling (1930) schon aufgeführten Zellsorten: röhrenförmige Zellen, wie Tracheen, Laubholztracheiden, Siebröhren (z. B. *Cucurbita*), dickwandige Milchröhren, langgestreckte Sklereiden, und andere Röhrenstruktur bzw. -textur besitzen, sondern die auch das Mark und die Rinde ausmachenden Parenchymzellen. Diese waren bislang in diesem Zusammenhang nicht einbezogen worden. Es ergibt sich daher also, daß sämtliche Zellen dieser Organe in der submikroskopischen Struktur ihrer Wandungen beeinflußt werden von der mechanischen Beanspruchung des Organs.

Nicht minder interessant dürfte für die Wurzeln ganz allgemein die Feststellung sein, daß gemäß der Beanspruchung dieser Organe auf Zug auch die Parenchymzellen der Rinde (und soweit vorhanden, auch die markständigen) in den Längswänden Spiraltextur erkennen lassen. Diese besondere Form der Textur hat schon früher Frey-Wyssling (1930) für die Sklerenchymfasern, welche auf Zug beansprucht werden,

als besonders geeignet für diese Beanspruchung herausgestellt. „In den zentral gelegenen Holzfasern, die das Gewicht der Pflanze tragen, zugleich aber auch Biegungskräften ausgesetzt sind, die also gleichzeitig druck- und zugfest gebaut sein müssen, findet sich in der Spiralstruktur ein Kompromiß zwischen Faser- und Röhrchenbau."

Eine vielleicht größere Überraschung hat sich bei der Untersuchung der Querwände der Parenchymzellen in den Stengelorganen und in den Wurzeln geboten. Bislang war für die Parenchymzellwände in senkrechter Durchsicht bekannt, daß diese keine Struktur erkennen lassen, also optisch isotrop erscheinen. Nach FREY-WYSSLING ist dieses Verhalten als statistische optische Isotropie aufzufassen, d. h. die Cellulosemicelle ist zwar in den Zellwänden tangential orientiert, aber ohne einheitliche Richtung. Wie sich gezeigt hat, werden wahrscheinlich die Parenchymzellen des Mesokarps saftiger Früchte und wohl auch die Mesophyllzellen (auch die Palisaden ?) sich dementsprechend verhalten.

Querschnitte von Stengelorganen und Wurzeln lassen ebenfalls in vielen Fällen im Parenchym keine Querwände erkennen, in anderen gekreuzte Strangsysteme. Auf den ersten Blick stimmen z. T. wenigstens diese im optischen Verhalten mit den genannten Parenchymzellen überein. Es fällt wohl bei diesen Querschnitten den Zellen des Mesokarps und des Mesophylls gegenüber auf, daß die im Schnitt getroffenen Längswände wesentlich stärkere Doppelbrechung erkennen lassen als jene mit nur statistischer optischer Isotropie. Die im allgemeinen größere Dicke der Zellwände des Stengel- und Wurzelparenchyms kann darauf keinen Einfluß haben.

In den meisten untersuchten Stengelorganen und Wurzeln sind die Querwände der Parenchymzellen besonders bei den krautigen Pflanzen erst mit der ClZnJ-Reaktion deutlich zu erfassen. In relativ wenigen Fällen kann man an unbehandelten Querschnitten schon zwischen gekreuzten Nicols Spuren von aufhellenden Cellulosesträngen erkennen, in anderen Fällen (z. B. im Stengel von *Glaucium flavum*) auch einmal mit dem Gipsplättchen Rot I. O. Das heißt also, daß die Querwände dieser Zellen 1. dünn sein müssen und 2. eine Struktur (Textur) besitzen müssen, welche bei senkrechter Durchsicht auf die üblichen Untersuchungsmethoden nicht ohne weiteres anspricht. Bei ClZnJ-Färbung und Untersuchung im gewöhnlichen Licht erscheinen nun aber die Querwände dieser Parenchymzellen keineswegs so sehr dünn zu sein. Diese ergeben vielmehr kräftige Violettfärbung und lassen mehr oder weniger reiche Tüpfelung erkennen. Die Prüfung mittels des drehbaren Aufsatz-Analysators ergibt bei vielen dieser Zellwände schwache Erscheinungen, ähnlich denen, welche man bei den reich und grob getüpfelten Wänden im Speichergewebe von knollenförmigen Wurzeln und Stengeln erkennen kann. Es treten bei diesen nämlich dichroitische Erscheinungen auf,

welche jeweils nur bestimmte Cellulosestränge der grob gewirkten Zellwände erfassen, welche gerade parallel zu der Schwingungsrichtung des Analysators gelegen sind. Auf diese Weise erhält man verschiedene Ansichten der gleichen Zellwand, je nach deren azimutaler Lage, bei vielen Zellen unter mehreren Azimuten, bei anderen nur in zwei gegeneinander um 90° verschiedenen. Man kann diesen Dichroismus „rotierend" nennen, besonders bei den sphäritischen Zellwänden, im Gegensatz zu dem Dichroismus der anderen flächigen Zellwände, z. B. der Längswände der Parenchymzellen in Stengelorganen und Wurzeln und zu dem der faserförmigen Zellen.

Die spezifische Textur der Querwände der Parenchymzellen klärte sich aber erst auf, als die mit ClZnJ behandelten Querschnitte, nachdem das überschüssige Jod aus der umgebenden Lösung mehr und mehr abgedampft war, zwischen gekreuzten Nicols untersucht wurden. Es ergaben sich vielfach einwandfreie Polarisationskreuze, welche auf radiale (sphäritische) Anordnung der Micelle innerhalb der Querwände der Einzelzelle schließen lassen. Die viel dickeren und verholzten Querwände der Parenchymzellen im Mark der Holzpflanzen, welche aber erst später untersucht wurden, sind der direkten Prüfung im polarisierten Licht ohne jede Vorbehandlung zugänglich.

Bislang wurden drei verschiedene Typen der Textur von Querwänden bei Parenchymzellen in Stengelorganen und Wurzeln gefunden.

1. Querwände mit überkreuzten Cellulosesträngen (Abb. 28d). Die Cellulosestränge verlaufen bei diesem, wohl häufigsten Typ, etwa rechtwinklig gekreuzt in der Zellwand ± locker. In Querwänden mit gehäufter Tüpfelung im Randfeld entstehen als Polarisationsfiguren auf der Spitze stehende Quadrate bis Rechtecke (z. B. in der Wurzel von *Alpinia calcarata*, Abb. 20). Sind die Tüpfel gleichmäßig über die Zellwand verteilt, dann treten keine derartigen Polarisationserscheinungen auf (z. B. *Spironema fragrans*, Abb. 12).

2. Querwände mit sphäritischer Orientierung der Cellulosestränge (Abb. 28a, b, c). Dieser häufige Typus der Querwandtextur, z. B. im Mark des unterirdischen Stengelabschnittes von *Cirsium arvense* in besonders klarer Ausbildung, ist gekennzeichnet dadurch, daß, wie bei den Stärkekörnern (Flachkörner), die Cellulosemicelle in besonders feinen Strängen radial um den Mittelpunkt der Querwand angeordnet ist. Er zeichnet sich dadurch aus, daß zwischen gekreuzten Nicols Sphäritenkreuze entstehen, welche unter allen Azimuten der Querwand als Kreuze vorhanden sind (wie bei den regelmäßigen Flachkörnern der Stärke). Bei den dickeren Zellwänden, z. B. im Mark von Holzpflanzen (*Fagus silvatica*), können solche Querwände zwischen gekreuzten Nicols mit Gips Rot I. O. dem Aussehen von Getreidestärkekörnern in der Lebhaftigkeit der Interferenzfarben nahe kommen. Je nachdem,

ob im Innenfeld der Querwände stärkere Vernetzung der Cellulosestränge auftritt, können die Sphäritenkreuze ein dunkles Mittelfeld besitzen.

3. Querwände mit sphäritischer Orientierung geknickter Cellulosestränge. Der bislang nur in den Wurzeln von *Zantedeschia aethiopica* gefundene Querwandtypus (Abb. 23 u. 27), ist dadurch gekennzeichnet, daß die Polarisationskreuze nur dann auftreten, wenn die radialen (in bezug auf den Wurzelquerschnitt) Durchmesser der Einzelzellen, welche immer auf einem Durchmesser der Wurzel liegen, sich in einer der Orthogonallagen 0—180° oder 90—270° befinden. Der eine Balken des Kreuzes

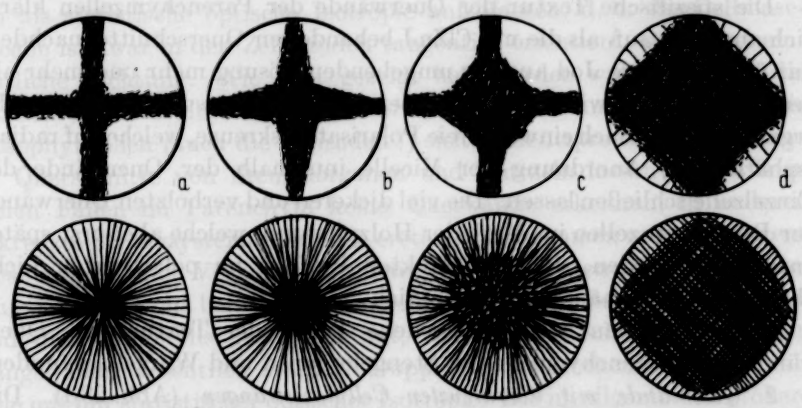


Abb. 28 a—d. a—c sphäritische Zellwände, d mit überkreuzten Cellulosesträngen; obere Reihe zwischen gekreuzten Nicols, untere Reihe der Verlauf der Cellulosestränge schematisch

(der oft etwas längere) zeigt immer zum Mittelpunkt der Wurzel hin. In den Diagonallagen hellen die Kreuze, welche meist ein größeres Mittelfeld besitzen, ganz oder teilweise auf. Dieser Querwandtypus kommt zustande (Abb. 27), wenn die Cellulosestränge zwar im Randfeld der Querwand radial (sphäritisch) verlaufen, im Mittelfeld aber ihre Richtung ändern. Bei *Zantedeschia* verlaufen im Mittelfeld die meisten Cellulosestränge quer zum Wurzelradius, daher die Aufhellung in den Diagonallagen.

Als Ort der Entstehung kommen für die sphäritischen Querwände — wie es scheint — auf dem Querschnitt der Organe nur diejenigen in Frage, an denen jede Störung der gleichmäßigen primären Entwicklung der Einzelzellen durch das sekundäre Auftreten von einseitigem Wachstumsdruck infolge von Vermehrung und Ausdehnung bestimmter Zellgruppen ausgeschlossen ist. Als solche sind zu nennen (Abb. 29):

1. Das Mark, entweder das ganze Mark, in den monokotylen Stengeln im Parenchym zwischen den Leitbündeln, oder bei lebhaftem, sekundärem Dickenwachstum, der zentrale Markkern wie bei vielen dikotylen Holzpflanzen. In einzelnen Fällen wurden sphäritische Querwände auch in

der Rinde vor den Markstrahlen beobachtet. Diese Stellen sind frei von radialem Wachstumsdruck nach außen (Abb. 29a).

2. Bei dem Ausläufer der monokotylen *Spironema fragrans* finden sie sich sowohl im Parenchym zwischen den Leitbündeln, wie auch im Parenchym außerhalb des Sklerenchymmantels (Abb. 29d).

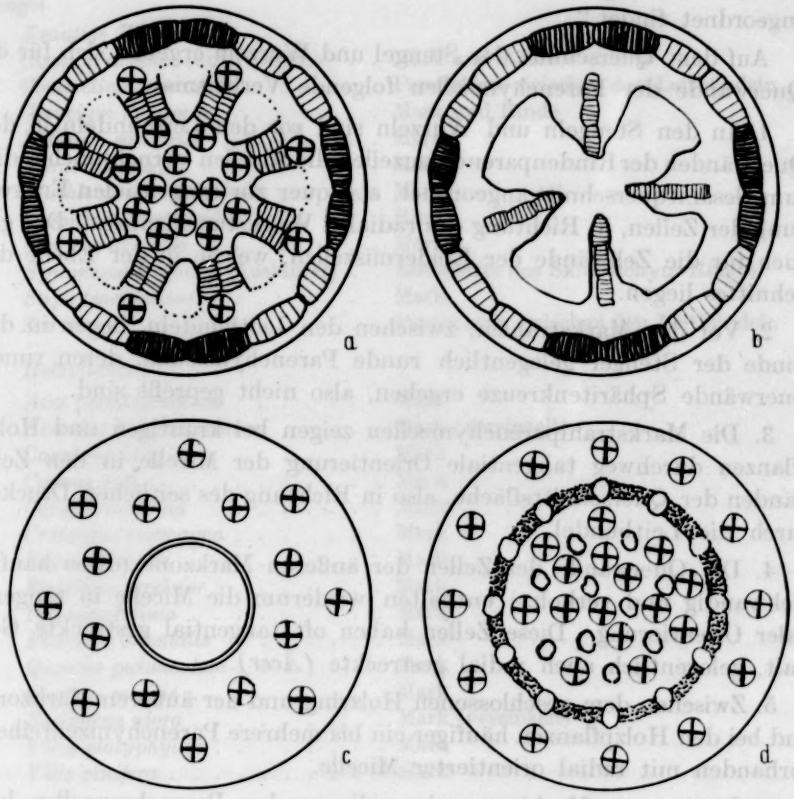


Abb. 29a—d. Halbschematische Zeichnung der Querschnitte zwischen + Nicols. a *Cirsium arvense*, Stengel; b *Cyclanthera explodens*, Wurzel; c *Agapanthus umbellatus*, Wurzel; d *Spironema fragrans*, Ausläufer. In a—d Rindenparenchymzellen und sphäritische Zellen wie zwischen + Nicols. b Markstrahlzellen nur mit Andeutung des Micell-Verlaufes

3. In der monokotylen Wurzel finden sie sich in der breiten parenchymatischen Wurzelrinde (Abb. 29c).

Es ist durchaus denkbar, daß auch an anderen Orten am Pflanzenkörper derartige sphäritische Querwände gefunden werden könnten, wenn die zu ihrer Entstehung notwendigen Bedingungen verwirklicht sind. Ob dazu spezifische Faktoren gehören, welche nur in den parallelotropen Organen verwirklicht sind, läßt sich vorläufig noch nicht übersehen.

FREY-WYSSLING (1930p, S. 30) kommt auf Grund der Micellanordnung in den Wänden der Bastfasern, in den „Röhren" (Gefäßen, Siebröhren, Milchröhren), Holzfasern und den kugelförmigen Zellen zu folgender Schlußfolgerung. „Es kann daher als allgemeines Prinzip aufgestellt werden, daß man die Micelle im großen ganzen parallel zu den herrschenden Zug- und senkrecht zu den wirksamen Druckrichtungen angeordnet findet."

Auf dem Querschnitt der Stengel und Wurzeln ergeben sich für die Querwände der Parenchymzellen folgende Verhältnisse:

1. In den Stengeln und Wurzeln sind *vor* den Leitbündeln in den Querwänden der Rindenparenchymzellen die Micellen vornehmlich radial zum Gesamtquerschnitt angeordnet, also quer zur tangentialen Erstrekkung der Zellen, in Richtung des radialen Wachstumsdruckes. Das gilt auch für die Zellwände der Epidermiszellen, welche in der Ebene des Schnittes liegen.

2. Vor den Markstrahlen, zwischen den Leitbündeln, liegen in der Rinde der Stengel gelegentlich runde Parenchymzellen, deren runde Querwände Sphäritenkreuze ergeben, also nicht gepreßt sind.

3. Die Markstrahlparenchymzellen zeigen bei krautigen und Holzpflanzen durchweg tangentiale Orientierung der Micelle in den Zellwänden der Querschnittsfläche, also in Richtung des seitlichen Druckes durch die Leitbündel.

4. Die Querwände der Zellen der äußeren Markzone (diese häufig dickwandig und verholzt) enthalten wiederum die Micelle in tangentialer Orientierung. Diese Zellen haben oft tangential gestreckte Gestalt, gelegentlich auch radial gestreckte *(Acer)*.

5. Zwischen dem geschlossenen Holzring und der äußeren Markzone sind bei den Holzpflanzen häufiger ein bis mehrere Parenchymzellreihen vorhanden mit radial orientierter Micelle.

6. Im inneren Markkern zeigen die runden Parenchymzellen bei krautigen Pflanzen häufig, im Gegensatz zu den Zellen der äußeren Markzone, keine Verdickung der Wände und keine Verholzung. Bei vielen Pflanzen werden diese Zellen später resorbiert, die Stengel sind dann hohl. Bei sehr vielen Pflanzen zeigen diese Parenchymzellen sphäritische Orientierung der Micelle und Sphäritenkreuze in jeder einzelnen Zelle.

7. Im inneren Markkern der Holzpflanzen sind häufig die meisten dickwandigen Parenchymzellen isodiametrisch, rund und ihre Querwände sphäritisch.

Sphäritenkreuze wurden in den Querwänden von Parenchymzellen folgender Pflanzen bislang beobachtet:

Rhizome

Helianthus tuberosus	Mark und Rinde
Houttuynia cordata	Mark und Rinde
Lamium album	Mark
Physalis alkekengi	Rinde
Symphoricarpus racemosus	Mark
Tussilago farfara	Mark

Stengel

Krautige Pflanzen

Cirsium arvense (unterirdisch)	Mark und Rinde
Commelina tuberosa	Parenchym zwischen den Leitbündeln
Glaucium flavum	Mark und Rinde
Lythrum salicaria	Mark
Mirabilis jalapa	Mark
Muehlenbeckia polyclada	Mark
Passiflora bryonioides	Rinde
Sonchus arvensis	Mark
Spironema fragrans (Ausläufer)	beiderseits des Sklerenchym-Ringes
Stipa tenacissima	Mark
Zea mays	Parenchym zwischen den Leitbündeln

Holzpflanzen

Acer pseudoplatanus	Mark
Aesculus hippocastanum	Mark (vereinzelt)
Carpinus betulus	Mark
Cornus mas	Mark
Corylus avellana	Mark
Crataegus monogyna	Mark
Fagus silvatica	Mark
Fraxinus excelsior	Mark
Ilex aquifolium	Mark
Platanus orientalis	Mark
Quercus pedunculata	Mark
Quercus sessilis	Mark
Sambucus nigra	Mark (vereinzelt)
Tilia platyphyllos	Mark
Vitis vinifera	Mark

Blattstiele

Anchusa italica
Begonia rex
Hosta japonica
Lappa major
Pastinaca sativa

Wurzeln

Agapanthus africanus	Rinde
Alpinia calcarata	Rinde
Anthurium scandens	Rinde
Asparagus sprengeri	Rinde
Chlorophytum elatum var. variegat.	Rinde
Chlorophytum comosum	Rinde
Clivia nobilis	Rinde

Hedychium gardnerianum . . . . Rinde
Monstera deliciosa . . . . . Rinde
Rhoeo discolor . . . . . Rinde
Yucca filamentosa . . . . . Rinde
Zantedeschia aethiopica . . . . . Rinde

In den Querwänden der untersuchten Parenchymzellen in Stengelorganen und Wurzeln scheint also seitlicher Wachstumsdruck der Nachbarzellen zur Orientierung der Micelle in der Druckrichtung und zum Verlust des isodiametrischen Querschnittes zu führen, Fehlen dieses einseitigen Wachstumsdruckes dagegen zu gleichmäßig rundem Querschnitt und zu sphäritischer Anordnung der Cellulosemicelle in den Querwänden.

Die durchweg gleichmäßige submikroskopische Struktur (Textur) der Längswände der Parenchymzellen in den Organen, welche auf Biegung (Knickung) beansprucht werden (Stengel, Rhizome, Blattstiele) und die in gleicher Weise monotone Micellartextur der Längswände der Parenchymzellen in Organen, welche auf Zug in Anspruch genommen werden (Wurzeln), scheint auf den direkten Einfluß der Wirkung dieser mechanischen Impulse zurückzugehen, welche die betreffenden Organe jeweils als Ganzes treffen und sich in völliger Gleichförmigkeit ständig wiederholen.

Die bei den Parenchymzellen auf den Querschnitten der betreffenden Organe festgestellten Unterschiede in der Gestalt und der Micellartextur der Querwände, die bei den dikotylen Stengelorganen und Wurzeln sogar in unmittelbar benachbarten Zellen Abweichungen in der Richtung bis zu 90° betragen können, ja sogar in verschiedenen Teilen derselben Querwände (also der gleichen Zelle), z. B. bei *Glaucium flavum*, bei den monokotylen Organen aber fehlen, im Primärstadium der dikotylen Wurzel noch nicht vorhanden sind (*Vicia faba*), ist nach den oben gemachten Ausführungen auf den Einfluß radialer oder tangentialer Wachstumsdrucke durch sich ausdehnende Gewebekomplexe auf dem gleichen Querschnitt zurückzuführen.

Mit diesen Feststellungen ist die Frage der Differenzierung angeschnitten. Im Abschnitt „Entstehung und ‚mechanisches Prinzip' der verschiedenen Micellarstrukturen" (Frey-Wyssling 1930, S. 30) wird gefolgert: „Es scheint daher, daß jede Zelle autonom und weitgehend unabhängig von äußeren Einflüssen die Struktur ihrer Membran reguliert." Nach den vorliegenden Ergebnissen scheint jedoch — wenigstens für die Parenchymzellen — die Ansicht berechtigt, daß die an dem jeweiligen Ort einer Zelle auf dem Querschnitt des Organes herrschende Konstellation der einzelnen Komponenten der mechanischen Beanspruchung der einzelnen Zelle die Orientierung der Cellulosemicelle (Textur) vorschreibt. Konkrete Beispiele haben das gezeigt, soweit es sich auf die

Querwände der Parenchymzellen bezieht. Für die Differenzierung der Zellwand der einzelnen Parenchymzelle dürften neben den Anforderungen der physiologischen Funktionen an dem betreffenden Ort, vor allem auch die mechanischen Bedingungen maßgebend sein, welche sich zusammensetzen aus der Komponente der mechanischen Beeinflussung der Einzelzelle als Teil des ganzen Organs (Längswände) und aus einer weiteren Komponente, welche resultiert aus der mechanischen Beeinflussung durch die speziellen Wachstumstendenzen der benachbarten, sich ausdehnenden Zellgruppen (Querwände).

Aus den Untersuchungen sind für den Begriff des Parenchyms schließlich einige Folgerungen zu ziehen.

Parenchymzellen sind im Querschnitt nur dann isodiametrisch, wenn sich diese frei von einseitigem Wachstumsdruck entwickeln können. Wenn ein solcher auf sie einwirkt, erfahren sie auf dem Querschnitt Pressung in radialer oder tangentialer Richtung.

In der Längsrichtung sind diese Zellen in Stengelorganen (Stengel, Rhizome, Blattstiele) und Wurzeln in den meisten Fällen gestreckt und besitzen *immer* eine deutliche morphologische Achse, welche sichtbaren Ausdruck findet in der Tatsache, daß ihre Längs- und Querwände verschiedene und der Orientierung entsprechend spezifische Micellar-Textur besitzen. Isodiametrisch auf Längs- und Querschnitten und ohne morphologische Achse dürften Parenchymzellen nur im Mesophyll von Blättern (Ausnahme Palisadenzellen) und im Mesokarp von saftigen Früchten sein. Statistische optische Isotropie kann nur von diesen Parenchymzellen erwartet werden.

Um das *Parenchymgewebe* (Parenchymzellen) zu charakterisieren, ist es sinnvoll zu sprechen von:

Stengel- und Wurzelparenchym,
Mark- und Rindenparenchym,
Assimilationsparenchym,
Speicherparenchym der Früchte und anderer Organe,
Speicherparenchym der Wurzel- und Stengelknollen.

Eine Begriffsbestimmung, welche das *gesamte* Parenchym umfassen soll, darf Begriffe, wie „isodiametrisch", „ohne morphologische Achse", „mit statistisch isotropen Zellwänden", nicht enthalten, da diese nur für spezielle Gruppen von Parenchymzellen und unter besonderen Entwicklungsbedingungen Gültigkeit besitzen.

Zusammenfassung einiger Ergebnisse

1. Die untersuchten Zellwände der Parenchymzellen in Stengeln, Rhizomen, Blattstielen und Wurzeln fügen sich nicht den bislang gemachten Angaben über die statistische Isotropie der Zellwände.

2. Bei den Parenchymzellen der Stengel, Rhizome, Blattstiele und Wurzeln besitzen die Längswände andere Textur als die Querwände.

3. Die Längswände der Parenchymzellen in Rinde und Mark oder diesem entsprechenden Parenchymgewebe zeigen in allen auf Biegung oder Knickung beanspruchten Organen (Stengel, Rhizome, Blattstiele), in monotoner Gleichförmigkeit, Röhrenstruktur mit Reticulartextur.

4. Die Längswände der Parenchymzellen in der Rinde der auf Zug beanspruchten Wurzeln lassen Spiral- oder (Schrauben-)struktur mit Reticulartextur erkennen.

5. Die Querwände der Parenchymzellen im Mark vieler krautigen und holzigen dikotylen Stengelorgane, im Parenchym von monokotylen Stengeln und in der parenchymatischen Rinde vieler Wurzeln der monokotylen Pflanzen, haben sphäritische oder überkreuzte Orientierung der Micelle und zeigen schon ohne oder meist mit Einlagerung von Jod (ClZnJ-Reaktion), in die Zellwände positive Polarisationskreuze (Sphäritenkreuze) oder entsprechende Polarisationsfiguren.

6. Die Querwände der Parenchymzellen der äußeren Markzone und der Markstrahlparenchymzellen, welche einseitigem, tangentialem Wachstumsdruck ausgesetzt sind, zeigen tangentiale Orientierung der Micelle, die Rindenparenchymzellen, welche radialem Wachstumsdruck ausgesetzt sind, radiale Orientierung der Micelle. (Tangential und radial in bezug auf den Stengelquerschnitt.)

7. Die Rindenparenchymzellen der sekundären Rinde und die Markstrahlparenchymzellen der dikotylen Wurzeln lassen in gleicher Weise in ihren Querwänden radiale bzw. tangentiale Orientierung der Cellulosemicelle erkennen.

8. Bei Holzpflanzen zeigen die Querwände der Parenchymzellen in der äußeren Markzone tangentiale, im Markkern dagegen sphäritische Orientierung der Micelle.

9. Die Textur der Längswände der Parenchymzellen in parallelotropen Organen scheint unter dem direkten Einfluß der mechanischen Impulse auf das ganze Organ zustande zu kommen, die Textur der Querwände dagegen unter der Einwirkung des radialen und tangentialen, einseitigen Wachstumsdruckes der sich ausdehnenden Gewebekomplexe auf dem Querschnitt des Organs. In den Querwänden der Parenchymzellen, welche solchem Wachstumsdruck nicht ausgesetzt sind, nehmen die Cellulosemicelle sphäritische bis überkreuzte Orientierung an.

10. Es wurden drei Typen unbeeinflußter Querwandtextur von Parenchymzellen gefunden: a) Mit überkreuzten Cellulosesträngen, b) mit sphäritischer Orientierung gerader Cellulosestränge, c) mit sphäritischer Orientierung geknieter Cellulosestränge (*Zantedeschia*-Typ).

Das benutzte große mineralogische Polarisationsmikroskop CM der Firma E. Leitz, Wetzlar, verdanke ich dem Entgegenkommen der Gesellschaft von Freunden der Aachener Hochschule.

Literatur

Ambronn, H., u. A. Frey: Das Polarisationsmikroskop. Leipzig 1926. — Czaja, A. Th.: Polarisationsoptischer Nachweis von Apfelmark in den Zubereitungen verschiedener Früchte. Z. Lebensmitt.-Unters. **106**, 262—271 (1957). — Die submikroskopische Wandstruktur der Parenchymzellen in Organen verschiedener Funktion. Ber. dtsch. bot. Ges., Generalvers.-Heft **1957**. — Frey, A.: Die submikroskopische Struktur der Zellmembranen. Jb. wiss. Bot. **65**, 195—223 (1925). — Das Wesen der Chlorzinkjod-Reaktion und das Problem des Faserdichroismus. Ein Beitrag zur Theorie der Färbungen. Jb. wiss. Bot. **67**, 597—634 (1927). — Frey-Wyssling, A.: Mikroskopische Technik der Micellaruntersuchung von Zellmembranen. Z. wiss. Mikr. **47**, 1—30 (1930). — Über die submikroskopische Morphologie der Zellwände. Ber. dtsch. bot. Ges. **55**, (119)—(132) (1937). — Optik gekreuzter Feinbausysteme und Zellwandstreckung. Protoplasma (Wien) **35**, 627—640 (1941). — Über Zellwände mit Röhrentextur. Jb. wiss. Bot. **90**, 705—730 (1942). — Submicroscopic morphology of protoplasm. London and New York: Elsevier 1953. — Hollimond, A. F.: Manual of the polarizing microscope, 2. edit. York: Cooke, Troughton & Simms 1953. — Köhler, A.: Die Verwendung des Polarisationsmikroskopes für biologische Untersuchungen. In Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. II, Teil 2, H. 2, S. 907—1108. Berlin u. Wien 1926. — Schmidt, W. J.: Die Bausteine des Tierkörpers im polarisierten Licht. Bonn: Fr. Cohen 1924. — Polarisationsoptische Analyse des submikroskopischen Baues von Zellen und Geweben. In Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. V, Teil 10, H. 3, S. 435—665. Berlin u. Wien 1934. — Dichroitische Färbung tierischer und pflanzlicher Gewebe. In Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. V, Teil 2/2, Liefg. 355. Berlin u. Wien 1930. — Preston, R. D.: The molecular architecture of plant cell walls. London: Chapman & Hall 1952. — Rinne-Berek, M.: Anleitung zu optischen Untersuchungen mit dem Polarisationsmikroskop, 2. Aufl., herausgg. von C. H. Claussen, A. Driesen u. S. Rösch. Stuttgart: E. Schweizerbart 1953. — Wälchli, O.: Über Zellwände mit gekreuzten Lamellensystemen. Diplomarbeit E. T. H. Zürich 1941 (unveröffentlicht). Diese Arbeit konnte leider nicht eingesehen werden.

Prof. Dr. A. Th. Czaja,
Botanisches Institut der Technischen Hochschule, Aachen

Planta, Bd. 51, S. 378—398 (1958)

From the Department of Botany, Indiana University, Bloomington, Indiana U.S.A.

THE EVOLUTION OF THE NORTH AMERICAN OENOTHERAS OF THE "BIENNIS" GROUP

By

RALPH E. CLELAND*, **

(Eingegangen am 6. Februar 1958)

As one proceeds from west to east across North America, he finds that the oenotheras of the subgenus *Euoenothera* (the "*biennis* group") show a progressive change in cytogenetic and reproductive behavior. In northern Mexico and California, they are large flowered and open pollinated, are free of lethals and have paired chromosomes. As one moves eastward, chromosome circles of small or intermediate size begin to appear and become progressively more frequent, but the plants remain for the most part large flowered, open pollinated, and free of lethals. When one reaches Colorado, however, the large flowered alethal forms become rapidly replaced by smaller flowered, self-pollinating plants with ○14 and balanced lethals. Northward and eastward from this region, almost all plants possess these characteristics. Only in one small area in southern Alabama, and in a narrow strip of territory in the Appalachian highlands do we find lethal-free, large flowered forms with most or all of the chromosomes paired. Everywhere else, from the Rocky Mountains eastward, balanced lethals, small self-pollinating flowers and ○14 are almost universally characteristic.

Wherever these characters are present, the population takes on a peculiar structure. It consists of countless lines or races, each of which is true-breeding because of the presence of ○14 and balanced lethals, and isolated to a large degree from other lines because of the self-pollinating habit. Within a line, all individuals in every generation are essentially identical genetically; there are, however, many lines, and these may differ more or less strikingly from each other in phenotype. Consequently, the population as a whole shows a wide diversity of types. So numerous are the types, and so varied are the degrees of difference between them, that clear-cut specific boundaries have eluded the taxonomist, who has found the group exceedingly difficult to classify. The barriers set up by the self-pollinating habit serve, of course, to restrict the flow of genes, which are ordinarily confined to the line in which they find themselves. The rare outcrossing between lines, which becomes

* Dedicated to Prof. Dr. O. RENNER on the occasion of his 75th birthday, with sincere appreciation and best wishes.

** Supported by grants from the Rockefeller Foundation.

possible when a flower fails to produce pollen, affords the primary opportunity for further evolutionary development.

Some authors have followed the practice of giving specific names to all entities brought into the garden that seem to differ noticeably from other materials previously observed. Since each separate collection probably represents a different isolated, true-breeding line, and since so many lines exist, to follow this procedure to its logical conclusion would mean the naming of scores, if not hundreds, of species within the subgenus. When this had been done, a system would have been developed which would give no clue as to the evolutionary processes which have operated to bring the subgenus to its present state.

For some years, the author and his students have been analyzing materials collected from all over the continent, phenotypically, genetically and from the standpoints of geographical distribution and the segmental arrangements of their complexes. The underlying assumption behind these analyses is that similarity in segmental arrangement, especially when supported by resemblances in phenotype and by the facts of geographical distribution, are indicative of clear phylogenetic relationship. The results of these analyses show that the numerous lines found in nature fall into a relatively few groups, each of which represents a separate and distinct end-point in evolution. We are inclined to consider that these groups have a legitimate claim to be called "species", in spite of the diversity within them and the presence of numerous intraspecific barriers to gene flow. The evidence which we have accumulated indicates that each group has arisen by a separate process, and at a different time and place from the other groups. Subsequent to its initial establishment, each group has undergone further internal evolution as the result of rare hybridizations between normally isolated lines.

The data upon which these conclusions are based are quite extensive, but most of them are as yet unpublished. For instance, the analyses of only a few RENNER complexes have thus far been presented. It is the purpose of this paper first to identify the groupings that seem to have claim to specific rank and to indicate briefly how it is thought that these groups have originated. We will then list the segmental arrangements of the complexes, the study of which has furnished the basis for our conclusions. Detailed discussion of the various complexes and groups will be reserved for later publications. The reader will gain some idea from the data here presented, however, of the extent of the information which has been accumulated.

It was assumed at the beginning of our work that paired chromosomes, freedom from lethals, and open pollination were primitive characters, and that large circles, lethals and self-pollination were derived. The only group which we then knew to have these primitive characters were the hookeris in California and neighboring states. We chose the *O.*

hookeri of DE VRIES as the prototype of this primitive group and gave its complex (for which it is homozygous) the formula 1·2 3·4 5·6 7·8 9·10 11·12 13·14, where two numbers connected by a dot represent the ends of a chromosome. Later it was found that this is not the commonest arrangement among the hookeris, but rather 1·2 3·4 5·6 7·10 9·8 11·12 13·14. Because the latter is the commonest arrangement among the hookeris, also because these seven associations of ends are found far more frequently than any others throughout the entire population, we have accepted this arrangement as the primitive one for the North American Euoenotheras.

The first group of Euoenotheras, which we consider to be of specific rank, therefore, goes under the name *O. hookeri* (MUNZ, 1949). It is centered in California, extending north as far as Washington, south into Mexico and eastward into Colorado. In California, the chromosomes are mostly paired, but as one goes toward Colorado and New Mexico, small or medium sized circles are more and more characteristic. With but one exception lethals have proved to be absent in all material studied.

A second group is found in central Mexico and southward at least as far as Guatemala. MUNZ has given this group the designation *O. elata*. Open pollinated, alethal, with paired chromosomes, their segmental arrangements depart from the putative original by two interchanges (STEINER, 1951, 1955).

A third group, tentatively designated as *O. strigosa*, is found in the Rocky Mountain area, extends across the plains eastward to or beyond the Mississippi River. In the north it spreads westward also toward the Pacific Coast. These plants have ○14, balanced lethals and moderately small self-pollinated flowers. They are xerophytic in character, but the various lines or races show a great diversity in foliage characters, in the abundance of anthocyanin pigmentation, etc. The α or egg complexes are seldom transmitted through the sperm, the β or sperm complexes rarely through the egg. α and β complexes produce such similar phenotypes that it is often difficult to distinguish between reciprocal hybrids. The α and β complexes have had very different histories of interchange, however (CLELAND, 1954), although both groups of complexes tend to differ from the original by about three interchanges.

A fourth group extends from the Ozark region eastward to the Appalachians, and at the latitude of Virginia and southward reaches the Atlantic seaboard. Until it can be characterized taxonomically, this group is referred to as the *biennis I* group. The various lines show considerable diversity, but all races are mesophytic in character, with thin, broad, crinkly, relatively hairless leaves, and a tendency toward delicate, brittle stems. The mesophytic characters depend upon the α or egg complex. The sperm or β complex produces a xerophytic phenotype of the *strigosa* type.

In *biennis I*, the α complex sufficiently dominates over the β so that one would not suspect the presence of the latter were it not that reciprocal crosses produce radically different hybrids, *biennis*-like where *biennis I* is the mother, *strigosa*-like when *biennis I* is the father. Segmentally, α complexes are close to (in a few cases identical with) the original, but the β complexes are quite far removed from the ancestral arrangement.

A fifth group occupies the northeastern portion of the United States and Eastern Canada. It extends as far south as Virginia and North Carolina, where it overlaps the territory of *biennis I*. This group is known as *biennis II*. In the field, it is essentially indistinguishable from *biennis I*, but in the garden, where it can grow without competition, it usually has a more spreading habit, has shorter internodes, and completes its flowering period in a shorter space of time. Although very similar to *biennis I* phenotypically, it differs radically from it in cytogenetic behavior. The lethals are reversed, the β or sperm complex being the one which transmits the *biennis* characters, the α or egg complex producing a *strigosa* phenotype. *Biennis II* plants all have ○14, balanced lethals, and self-pollination. Neither the α nor β complex, however, resembles the original closely in segmental arrangement.

A sixth group is found in the regions where *biennis I* and *biennis II* overlap — in Virginia and North Carolina, also in western New York and Pennsylvania. This group, known as *biennis III*, can be fairly easily distinguished from *biennis I* and *II*, since it has no complex which produces a *strigosa* phenotype. Both α and β complexes produce *biennis* phenotypes. A *biennis III* plant is therefore pure *biennis*. Like the other *biennis* groups, *biennis III* races all have ○14, balanced lethals and self-pollination. The α complexes are similar segmentally to the α *biennis I* complexes, the β's are similar to or identical with the β *biennis II* complexes.

A seventh group occupies essentially the same territory as *biennis II*, but is very different from it. Leaves tend to be long and narrow, essentially hairless. Stem tips bend down a short distance behind the tip, then up again at the tip. Sepal tips are subterminal and flowers are very small. The usual chromosome configuration is ○14, and all strains have balanced lethals and self-pollination. This group is tentatively called *O. parviflora*. Segmentally its complexes are not closely related to the original. The β complexes are especially far removed, as a rule, from the original.

In all parvifloras, the distinctive characters—narrow, hairless leaves, bent stem tips, subterminal sepal tips — are produced by the β or sperm complex. The α complexes are of two types, as a result of which the parvifloras may have to be considered as belonging to two distinct groups or species. In one group, the α complex tends to produce a *strigosa*-like phenotype. In the other group, it tends to produce a *biennis*-like phenotype.

Table 1. *Segmental arrangements of complexes of North American Euoenotheras*

Complex	State or Province	Segmental Arrangement							Reference
hookeri									
[h]Aztec	New Mexico	1·2	3·4	5·6	7·10	9·8	11·12	13·14	CLELAND, unpubl.
[h]Dalton	California	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, 1935b
[h]Devils Gate	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
[h]franciscana E. & S.	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
[h]grisea	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, unpubl.
[h]Hall 21 (=Hall)	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, 1935b
Hall 30 b	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
Heusi a	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
[h]Johansen (=T. & G.)	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
[h]Las Vegas	Nevada	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, unpubl.
longissima Grand Canyon a	Arizona	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
[h]Mataguey	California	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,*	,,
[h]Mateo	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, 1935b
[h]Mono	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,*	,,
McElmo a	Colorado	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	NORBY, unpubl.
Palisade b	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
[h]Purgatoire River	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
Ramsey a	Arizona	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, unpubl.
Raton a	New Mexico	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
[h]Silverton	Colorado	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
Taos a	New Mexico	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
McElmo b	Colorado	,,	,,	,,	,,	9·11	8·12	,,	NORBY, unpubl.
[h]Cochetopa Creek	,,	1·4	3·2	,,	,,	9·8	11·12	,,	,,
Heusi b	California	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, 1935b
longissima Grand Canyon b	Arizona	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, unpubl.
[h]Moffat	Colorado	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	NORBY, unpubl.
Palisade a	Colorado	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
Raton b	New Mexico	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, unpubl.
Salida III a	Colorado	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	NORBY, unpubl.
[h]San Miguel	Mexico	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, unpubl.
[h]franciscana deVries	California	1·2	3·4	,,	7·8	9·10	,,	,,	CLELAND, 1935b
[h]franciscana Shull	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND & HAMMOND, 1950

* + extras.

Table 1 (continued)

Complex	State or Province	Segmental Arrangement							Reference
Hall 30 a . . .	California	1·2	3·4	5·6	7·8	9·10	11·12	13·14	CLELAND, 1935b
Hall 34 a . . .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
[h]hookeri de Vries	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND & BLAKESLEE, 1931
[h]Parras	Mexico	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, unpubl.
Las Cruces a .	New Mexico	,,	,,	5·9	,,	6·10	,,	,,	,,
Las Cruces b .	N. Mexico	1·4	3·2	5·10	7·6	9·8	,,	,,	,,
Ramsey b . . .	Arizona	1·2	3·4	,,	,,	,,	,,	,,	,,
α Albuquerque B	N. Mexico	,,	,,	5·6	7·10	9·13	,,	8·14	,,
β Albuquerque B	,,	,,	3·11	,,	,,	9·4	8·12	13·14	,,
α Jamesii Norman	Oklahoma	,,	3·4	5·11	,,	9·8	6·12	,,	,,
β Jamesii Norman	,,	1·4	3·11	5·7	6·10	,,	2·12	,,	,,
[h]Jensen . . .	Utah	,,	,,	5·6	7·10	,,	,,	,,	,,
[h]Linda Vista .	New Mexico	,,	3·2	5·9	,,	6·8	11·12	,,	,,
La Verken a . .	Utah	,,	,,	5·12	,,	9·8	11·6	,,	,,
Salida I a . . .	Colorado	,,	,,	5·8	,,	9·6	11·12	,,	,,
Salida I b . . .	,,	,,	,,	,,	7·12	,,	11·10	,,	,,
elata									
[h]Chapultepec .	Mexico	,,	,,	5·6	7·10	9·14	11·12	13·8	STEINER, 1951
[h]Puerto-Aereo .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,, 1955
[h]Texmelucan .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,, 1951
[h]Toluca	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,, 1951
[h]Zimapan . . .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,, 1951
[h]Acatzingo . .	,,	,,	,,	5·9	,,	6·8	,,	13·14	,, 1955
[h]Cholula . . .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,, 1955
[h]Puebla . . .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,, 1955
[h]Guatemala .	Guatemala	1·2	3·10	,,	7·4	,,	,,	,,	,, 1951
[h]Chichicastenango . . .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,, 1951
α *strigosa*									
α Fruitland . .	Idaho	,,	3·5	6·12	7·10	9·4	11·8	,,	CLELAND, 1954
α Minturn . .	Colorado	1·10	3·4	5·8	7·12	9·6	11·2	,,	NORBY, unpubl.
α Platteville . .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, 1954
α Littleton I . .	,,	,,	,,	,,	7·2	9·11	6·12	,,	,,
α Longmont . .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
α Yampa Valley	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	NORBY, unpubl.
curtans	,,	1·7	,,	,,	2·10	,,	,,	,,	CLELAND, 1950
α Forsberg . .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	NORBY, unpubl.
α Littleton II (tentative) .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
α North Colorado Springs	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
α Palmer Lake	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, 1954
α Sky View . .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	NORBY, unpubl.

Table 1 (continued)

Complex	State or Province	Segmental Arrangement							Reference
α Tinytown . .	Colorado	1·7	3·4	5·9	2·10	11·8	6·12	13·14	NORBY, unpubl.
α Sutherland .	Nebraska	,,	,,	,,	6·8	10·12	11·2	,,	CLELAND, 1954
α Turkey Creek Pass	Colorado	,,	,,	5·12	,,	9·11	2·10	,,	NORBY, unpubl.
α West Estes Park	,,	,,	,,	5·14	9·12	11·8	,,	13·6	,,
α Ashland C . .	Wisconsin	1·10	,,	5·12	7·2	9·6	11·8	13·14	CLELAND, 1954
α Loveland . .	Colorado	,,	,,	,,	,,	9·11	6·8	,,	,,
α Gothenburg .	Nebraska	,,	3·12	5·8	,,	9·6	11·4	,,	CLELAND, 1954, cited by STEINER, 1952
α Heber . . .	Utah	,,	,,	5·9	,,	6·8	,,	,,	CLELAND, 1954
α Iowa II . . .	Iowa	1·2	3·14	5·8	7·11	9·6	10·12	13·4	CLELAND & HAMMOND, 1950
α Iowa XII . .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND & HAMMOND, 1950
α Spooner . .	Wisconsin	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, 1954
α Nebraska . .	Nebraska	,,	3·7	,,	11·14	,,	,,	,,	,,
α Fargo . . .	North Dakota	1·10	3·13	5·12	7·2	,,	11·8	4·14	,,
α Iowa VI . . .	Iowa	1·2	,,	,,	7·10	,,	,,	,,	CLELAND & HAMMOND, 1950
α Mason City .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, 1954
α Birch Tree III	Missouri	1·5	,,	2·6	7·12	9·14	11·10	4·8	,,
α Castle Rock .	Colorado	1·2	3·10	5·8	7·4	9·12	11·6	13·14	,,
α Clarks. . . .	Nebraska	1·13	3·4	5·6	7·8	9·11	10·12	2·14	,,
α Granger . .	Washington	1·12	3·13	5·9	7·10	2·4	11·14	6·8	,,
α Haskett . . .	Manitoba	1·2	3·11	5·8	7·12	9·6	4·10	13·14	,,
α Leonard . . .	North Dakota	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
α Monett . . .	Missouri	,,	3·10	5·12	7·14	9·8	11·6	13·4	,,
α St. Anthony .	Idaho	,,	3·9	5·6	7·13	8·12	11·10	4·14	,,
α Yakima . . .	Washington	1·8	3·14	5·11	7·10	9·12	2·6	13·4	,,
β strigosa									
β Littleton I . .	Colorado	1·13	3·2	5·10	7·6	9·8	11·12	4·14	CLELAND, 1954
β Longmont . .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
β Platteville . .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
β Yampa Valley	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	NORBY, unpubl.
β Nebraska . .	Nebraska	1·4	,,	,,	,,	,,	,,	13·14	CLELAND, 1954
β Clarks. . . .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	11·13	12·14	,,
β Iowa II . . .	Iowa	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND & HAMMOND, 1950
β Mason City .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, 1954
β Spooner . .	Wisconsin	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
β Castle Rock .	Colorado	,,	,,	,,	,,	9·13	11·12	8·14	,,
β North Colorado Springs	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	NORBY, unpubl.
β Palmer Lake .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, 1954
β West Estes Park	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	NORBY, unpubl.

Table 1 (continued)

Complex	State or Province	Segmental Arrangement							Reference
elongans . . .	Colorado	1·4	3·2	5·10	7·6	9·14	11·12	13·8	CLELAND & HAMMOND, 1950
β Gothenburg .	Nebraska	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, 1954
β Sutherland .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
β Iowa VI . . .	Iowa	,,	,,	5·7	6·10	,,	,,	,,	CLELAND & HAMMOND, 1950
β Iowa XII . .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	11·13	12·8	CLELAND & HAMMOND, 1950
β Ashland C . .	Wisconsin	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, 1954
β Forsberg . .	Colorado	,,	,,	5·10	7·14	9·8	11·12	13·6	NORBY, unpubl.
β Littleton II .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
β Brookston . .	,,	,,	,,	5·14	7·8	9·10	,,	,,	CLELAND, 1954
β Fargo . . .	North Dakota	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
β Fruitland . .	Idaho	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
β Granger . .	Washington	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
β Haskett . . .	Manitoba	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
β Leonard . . .	North Dakota	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
β Minturn . .	Colorado	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	NORBY, unpubl.
β Red Cliff . .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
β St. Anthony .	Idaho	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, 1954
β Sky View . .	Colorado	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	NORBY, unpubl.
stringens . . .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND & HAMMOND, 1950
β Tinytown . .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	NORBY, unpubl.
β Turkey Creek Pass	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
β West Colorado	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
β Yakima . . .	Washington	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, 1954
β Heber . . .	Utah	1·3	4·2	,,	,,	,,	,,	,,	,,
β Loveland . .	Colorado	1·4	3·2	5·13	,,	,,	,,	6·14	,,
β Monett . . .	Missouri	,,	,,	5·11	7·10	9·6	8·14	13·12	,,
β Birch Tree III	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
α biennis I									
α Beaufort . .	North Carolina	,,	,,	5·6	,,	9·8	11·12	13·14	STINSON & STEINER, 1955
excellens . . .	Illinois	1·2	3·4	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND & BLAKESLEE, 1931
α Athens B . .	Georgia	,,	,,	5·14	,,	,,	,,	13·6	STEINER, 1952
α Athens D . .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
α Baltimore . .	Maryland	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, unpubl.
α Belleville . .	Illinois	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
α Birch Tree I .	Missouri	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
α Birch Tree II	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
α Bloomington II	Indiana	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	STINSON, unpubl.
α Cambridge I (tentative) .	Ohio	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, unpubl.
α Camp Peary E	Virginia	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	STINSON & STEINER, 1955

Table 1 (continued)

Complex	State or Province	Segmental Arrangement							Reference
α Camp Peary L	Virginia	1·2	3·4	5·14	7·10	9·8	11·12	13·6	STINSON & STEINER, 1955
α Chevy Chase .	Maryland	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND & HAMMOND, 1950
α Delaware . .	Ohio	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, unpubl.
α Friendship .	Indiana	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
α Hopkinsville .	Kentucky	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND & HAMMOND, 1950
α Hot Springs .	Arkansas	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, unpubl.
α Lake	Virginia	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
α Lexington . .	Kentucky	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND & HAMMOND, 1950
α Loch Raven .	Maryland	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	HAMMOND, unpubl.
α Magnolia . .	Kentucky	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, unpubl.
α Newport News B . . .	Virginia	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	STINSON & STEINER, 1955
α Oxford . . .	North Carolina	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	STINSON & STEINER, 1955
α Paducah . .	Kentucky	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND & HAMMOND, 1950
α Petersburg . .	Virginia	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, unpubl.
α Poplar Bluff .	Arkansas	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
α Princeton . .	Indiana	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
α Rich Mountain	Arkansas	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
α Roanoke B .	Virginia	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	STINSON & STEINER, 1955
α Tensaw . . .	Alabama	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	STEINER, 1952
α Tuscaloosa A	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
α Tuscaloosa B	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
α Tuscaloosa C .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
α Walkerton . .	Indiana	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, unpubl.
α Warrenton . .	Virginia	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
α Warwick A .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	STINSON & STEINER, 1955
α Williamsburg	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, unpubl.
α Williamston .	North Carolina	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	STINSON & STEINER, 1955
α Winslow . . .	Arkansas	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, unpubl.
α Evansville I (6 plants) . .	Indiana	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	WINTERNHEIMER, unpubl.
α Evansville III (2 plants) . .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	WINTERNHEIMER, unpubl.
α Athens A . .	Georgia	1·4	3·10	5·13	7·2	,,	,,	6·14	STEINER, 1952
α Athens C . .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
α Bestwater I .	Arkansas	,,	3·8	5·14	7·10	9·2	,,	13·6	CLELAND, unpubl.
α Bestwater II	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
α Cambridge II	Ohio	1·2	3·4	5·6	,,	9·13	,,	8·14	,,
α New Concord I	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
α Citronelle . .	Alabama	,,	,,	5·14	7·9	8·10	,,	13·6	CLELAND, cited by STEINER, 1952

Table 1 (continued)

Complex	State or Province	Segmental Arrangement							Reference
α Dyer	Indiana	1·13	3·4	5·14	7·10	9·8	11·12	2·6	CLELAND, unpubl.
α Harrisonburg	Virginia	1·4	3·2	5·10	7·14	„	„	13·6	„
α Reynoldsii . .	Tennessee	„	„	„	„	„	„	„	„
α Hebron I . .	Ohio	„	„	5·14	7·6	„	„	13·10	„
α Iowa I . . .	Iowa	1·2	3·8	5·4	7·10	9·13	„	6·14	CLELAND & HAMMOND, 1950
α La Crosse . .	Virginia	„	3·7	5·14	4·10	9·8	„	13·6	CLELAND, unpubl.
α Richmond . .	„	1·9	3·10	„	7·4	2·8	„	„	„
α Tyronza . . .	Arkansas	1·2	3·4	„	7·10	9·11	8·12	„	„
β biennis I									
β Baltimore . .	Maryland	1·14	3·2	5·9	7·8	6·12	11·10	13·4	„
β Bestwater II	Arkansas	„	„	„	„	„	„	„	„
β Cambridge I .	Ohio	„	„	„	„	„	„	„	„
β Chevy Chase .	Maryland	„	„	„	„	„	„	„	CLELAND & HAMMOND, 1950
β Hopkinsville .	Kentucky	„	„	„	„	„	„	„	CLELAND & HAMMOND, 1950
β Lexington . .	„	„	„	„	„	„	„	„	CLELAND & HAMMOND, 1950
β Paducah . .	„	„	„	„	„	„	„	„	CLELAND & HAMMOND, 1950
β Roanoke B .	Virginia	„	„	„	„	„	„	„	STINSON & STEINER, 1955
β Warwick A .	„	„	„	„	„	„	„	„	STINSON & STEINER, 1955
La Follette b .	Tennessee	„	„	„	„	„	„	„	CLELAND, unpubl.
β Belleville . .	Illinois	„	„	„	„	„	„	„	„
β New Concord I	Ohio	„	„	„	„	„	„	„	„
β Evansville I (1 plant) . .	Indiana	„	„	„	„	„	„	„	WINTERNHEIMER, unpubl.
β Evansville II. (2 plants) . .	„	„	„	„	„	„	„	„	WINTERNHEIMER, unpubl.
β Bloomington II . . .	„	1·4	3·9	5·2	„	„	„	13·14	STINSON, unpubl.
β Dyer	„	„	„	„	„	„	„	„	CLELAND, unpubl.
β Friendship .	„	„	„	„	„	„	„	„	„
β Newman . .	Illinois	„	„	„	„	„	„	„	„
β Newport News B . . .	Virginia	„	„	„	„	„	„	„	STINSON & STEINER, 1955
β Princeton . .	Indiana	„	„	„	„	„	„	„	CLELAND, unpubl.
punctulans . .	Illinois	„	„	„	„	„	„	„	CLELAND & HAMMOND, 1950
β Reynoldsii . .	Tennessee	„	„	„	„	„	„	„	CLELAND, unpubl.
β Tyronza . . .	Arkansas	„	„	„	„	„	„	„	„
β Williamsburg	Virginia	„	„	„	„	„	„	„	„
β Winslow. . .	Arkansas	„	„	„	„	„	„	„	„
β Evansville II (2 plants) . .	Indiana	„	„	„	„	„	„	„	WINTERNHEIMER, unpubl.

Table 1 (continued)

Complex	State or Province	Segmental Arrangement							Reference
β Evansville III (1 plant) . .	Indiana	1·4	3·9	5·2	7·8	6·12	11·10	13·14	WINTERNHEIMER, unpubl.
β Evansville I (1 plant) . .	,,	,,	3·6	5·9	,,	2·12	,,	,,	WINTERNHEIMER, unpubl.
β Evansville II (1 plant) . .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	WINTERNHEIMER, unpubl.
β Athens A . .	Georgia	1·13	3·7	5·2	4·6	9·14	11·10	8·12	STEINER, 1952
β Athens B . .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
β Athens D . .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
β Warrenton . .	Virginia	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, cited by STEINER, 1952
β Magnolia . .	Kentucky	,,	3·9	,,	,,	7·14	,,	,,	CLELAND, cited by STEINER, 1952
β Athens C . .	Georgia	,,	3·6	5·7	4·8	9·14	,,	2·12	STEINER, 1952
β La Crosse . .	Virginia	,,	,,	5·2	7·4	,,	,,	8·12	CLELAND, cited by STEINER, 1952
β Bestwater I .	Arkansas	1·2	3·7	5·11	4·10	9·6	8·14	13·12	CLELAND, unpubl.
β Birch Tree I	Missouri	1·4	3·13	5·7	8·12	9·10	11·6	2·14	CLELAND, cited by STEINER, 1952
β Birch Tree II	,,	1·13	3·2	,,	4·12	9·6	11·10	8·14	CLELAND, cited by STEINER, 1952
β Camp Peary E	Virginia	,,	3·8	5·12	7·6	9·14	,,	2·4	STINSON & STEINER, 1955
β Camp Peary L.	,,	1·10	3·9	5·13	7·11	8·12	2·6	4·14	STINSON & STEINER, 1955
β Citronelle . .	Alabama	1·4	3·13	5·9	7·2	11·6	8·12	10·14	STEINER, 1952
β Harrisonburg	Virginia	1·3	4·8	5·7	6·12	9·14	11·10	13·2	CLELAND, unpubl.
β Iowa I . . .	Iowa	1·11	3·2	,,	6·10	,,	4·12	13·8	CLELAND & HAMMOND, 1950
La Follette a .	Tennessee	1·14	,,	5·9	7·11	6·8	10·12	13·4	CLELAND, unpubl.
β Poplar Bluff .	Missouri	1·12	,,	,,	7·8	4·10	11·6	13·14	,,
β Richmond . .	Virginia	1·5	3·9	8·12	7·2	4·14	,,	13·10	,,
β Rich Mountain	Arkansas	1·4	3·7	5·11	6·10	9·2	8·12	13·14	CLELAND, cited by STEINER, 1952
β Tensaw . . .	Alabama	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	STEINER, 1952
β Tuscaloosa B	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
β Tuscaloosa C	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
β Tuscaloosa A	,,	1·13	3·2	5·7	4·8	9·12	11·10	14·6	,,
β Walkerton . .	Indiana	1·4	3·6	5·11	7·14	,,	2·8	13·10	CLELAND, unpubl.
β Williamston .	North Carolina	1·7	3·2	5·4	6·10	,,	11·14	13·8	STINSON & STEINER, 1955
α biennis II									
α Brighton . .	Ontario	1·6	3·2	5·7	4·10	9·8	11·12	13·14	GECKLER, 1950
α Corning I . .	New York	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, unpubl.
α Elma II . . .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	SLOATMAN, 1953
α Elma V . . .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, unpubl.
α Hollis . . .	New Hampshire	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
α Ithaca . . .	New York	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	PREER, 1950
α La Salle I . .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	SLOATMAN, 1953
α La Salle III .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, unpubl.

Table 1 (continued)

Complex	State or Province	Segmental Arrangement							Reference
α Lawrenceville III . . .	Pennsylvania	1·6	3·2	5·7	4·10	9·8	11·12	13·14	Cleland, unpubl.
α Marienville I	Pennsylvania	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
α Marienville II	Pennsylvania	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
α Moncton . .	New Brunswick	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	Preer, 1950
α Rondeau Park B . . .	Ontario	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
α St. Anne . .	Quebec	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	Geckler, 1950
α Tonawanda I	New York	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	Sloatman, 1953
α Tonawanda II	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
α Victorini . .	Quebec	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	Preer, 1950
α Waterbury .	Vermont	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	Cleland & Hammond, 1950
α Morgantown .	West Virginia	1·4	,,	5·6	7·10	,,	,,	,,	Preer, 1950
α St. Croix . .	Wisconsin	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	Geckler, 1950
α Williamsville	New York	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	Sloatman, 1953
jugens	New Jersey	1·6	,,	5·14	7·13	,,	,,	4·10	Cleland & Hammond, 1950
α Bloomington III . . .	Indiana	1·4	3·6	5·7	2·14	,,	11·10	13·12	Stinson, unpubl.
α Buck Creek .	North Carolina	,,	3·10	,,	2·6	,,	11·12	13·14	Preer, 1950
α Indian River	Michigan	,,	3·2	,,	6·10	,,	,,	,,	,,
α Lanoraie . .	Quebec	,,	3·12	5·2	7·11	,,	6·10	,,	,,
α Micaville . .	North Carolina	1·5	3·9	2·6	7·10	4·8	11·12	,,	,,
α Omaha . . .	Nebraska	1·6	3·2	5·12	,,	9·4	11·8	,,	Cleland, unpubl.
α biennis II									
β Brighton . .	Ontario	1·2	3·8	5·6	,,	9·12	11·13	4·14	Geckler, 1950
β Hollis . . .	New Hampshire	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	Cleland, unpubl.
β Ithaca . . .	New York	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	Preer, 1950
maculans . . .	New Jersey	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	Cleland & Hammond, 1950
β Rondeau Park B . . .	Ontario	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	Preer, 1950
β Tonawanda II	New York	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	Sloatman, 1953
β Lawrenceville III . . .	Pennsylvania	,,	3·11	,,	,,	9·4	8·14	13·12	Cleland, unpubl.
β Elma V . . .	New York	,,	3·12	,,	,,	,,	,,	11·13	,,
β Etna	New York								Preer, 1950
β Marienville I	Pennsylvania	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	Cleland, unpubl.
β Marienville II	Pennsylvania	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
β Elma II . . .	New York	,,	,,	,,	,,	9·11	4·14	13·8	Sloatman, 1953

Table 1 (continued)

Complex	State or Province	Segmental Arrangement							Reference
β Moncton . .	New Brunswick	1·2	3·12	5·6	7·10	9·11	4·14	13·8	PREER, 1950
β Victorini . .	Quebec	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
β Corning I (tentative) .	New York	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, unpubl.
β Lanoraie . .	Quebec	,,	,,	,,	7·4	,,	10·14	,,	PREER, 1950
β Buck Creek .	North Carolina	,,	3·5	6·8	7·12	9·13	,,	11·4	,,
β Micaville . .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
β Bloomington III . . .	Indiana	1·9	3·8	5·6	7·10	4·14	11·13	2·12	STINSON, unpubl.
β Indian River .	Michigan	1·7	3·12	5·9	2·10	,,	11·8	13·6	PREER, 1950
β Omaha . . .	Nebraska	1·2	3·5	6·8	7·12	9·14	11·4	13·10	CLELAND, unpubl.
α St. Anne . .	Quebec	1·13	3·4	5·8	7·11	,,	2·6	10·12	GECKLER, 1950
α biennis III									
α White Top .	Virginia	1·4	3·2	5·6	7·10	9·8	11·12	13·14	CLELAND, unpubl.
α Marienville III	Pennsylvania	1·13	3·7	5·14	4·10	,,	,,	2·6	,,
α Smethport .	Pennsylvania	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
α Newfound Gap	Tennessee	1·9	,,	,,	,,	2·8	,,	13·6	,,
α Pineola . . .	North Carolina	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
α Blowing Rock	,,	1·13	3·4	,,	7·8	9·10	,,	2·6	PREER, 1950
α Mitchell . . .	,,	,,	3·10	,,	7·4	9·8	,,	,,	,,
α Mountain Lake	Virginia	1·4	3·2	,,	7·8	9·10	,,	13·6	,,
α Linville . . .	North Carolina	1·11	3·4	5·9	7·14	6·8	2·12	13·10	,,
β biennis III									
β Blowing Rock	North Carolina	1·2	3·8	5·6	7·10	9·12	11·13	4·14	PREER, 1950
β Mitchell . . .	North Carolina	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
β Mountain Lake	Virginia	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
β Linville . . .	North Carolina	,,	3·12	,,	,,	9·4	,,	8·14	,,
β Pineola . . .	North Carolina	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND, unpubl.
β White Top .	Virginia	,,	,,	,,	7·9	4·10	,,	,,	,,
β Coudersport III . .	Pennsylvania	,,	,,	,,	7·10	9·11	4·14	13·8	,,
β Marienville III (tentative) .	Pennsylvania	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
β Smethport .	Pennsylvania	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,

Table 1 (continued)

Complex	State or Province	Segmental Arrangement							Reference
Complexes of the grandiflora type									
[h]Alabama . .	Alabama	1·2	3·4	5·6	7·10	9·8	11·12	13·14	STEINER, 1952
[h]Dixie Landing	„	„	„	„	„	„	„	„	„
acuens[1]	„	1·4	3·2	„	„	„	„	„	CLELAND, 1935a
neo-acuens[2] . .	„	1·13	„	„	„	„	„	4·14	CLELAND, 1950
α Biloxi	Mississippi	1·2	3·4	5·10	7·6	„	„	13·14	STEINER, 1952
α Charlottesville[3]	Virginia	1·13	3·7	5·2	4·6	9·14	11·10	8·12	CLELAND, unpubl.
truncans[4] . . .	Alabama	„	„	„	„	„	„	„	CLELAND & HAMMOND, 1950
α parviflora									
α cruciata II .	?	1·2	3·4	5·6	7·11	9·10	8·14	13·12	CLELAND, unpubl.
fascians (tentative) .	Massachusetts	„	„	„	„	„	„	„	CLELAND, 1937
rigens	Europe	„	„	„	„	„	„	„	„
α Sunbury . .	Pennsylvania	„	„	„	„	„	„	„	GECKLER, 1950
α York Beach .	Maine	„	„	„	„	„	„	„	„
α Manistique .	Michigan	1·12	3·2	„	„	„	„	13·4	„
accelerans . .	Massachusetts	1·11	3·13	„	7·2	9·12	„	4·10	CLELAND & HAMMOND, 1950
α angustissima	New York	1·13	3·4	5·8	7·14	9·2	11·12	6·10	CLELAND, unpubl.
α Ashland A .	Wisconsin	1·4	3·9	5·10	7·6	8·12	11·2	13·14	GECKLER, 1950
α Clifton Forge[5]	Virginia	1·13	3·7	5·14	4·10	9·8	11·12	2·6	STINSON, unpubl.
α Gala I . . .	„	1·9	„	„	„	2·8	11·12	13·6	CLELAND, unpubl.
α Roanoke A[5] .	„	„	„	„	„	„	„	„	STINSON, unpubl.
α St. George . .	New Brunswick	„	3·10	5·12	7·4	„	11·6	13·14	GECKLER, 1950
α St. Lawrence .	Quebec	1·13	3·4	5·9	7·14	6·8	11·12	2·10	„
α Selkirk . . .	New York	1·14	3·2	5·6	7·13	9·10	11·8	4·12	„
α Tidestromii .	Maryland	1·12	3·13	„	7·2	9·11	4·10	8·14	CLELAND, unpubl.
pubens	Massachusetts	„	„	„	„	„	„	„	„
β parviflora									
β Ashland A .	Wisconsin	1·3	2·14	5·4	7·9	6·8	11·10	13·12	GECKLER, 1950
β Clifton Forge .	Virginia	1·4	3·2	5·12	7·10	9·6	11·8	13·14	STINSON, unpubl.
curvans . . .	Europe	1·14	„	5·13	7·12	9·8	11·10	4·6	CLELAND & HAMMOND, 1950
β Iron Mountain	Michigan	1·6	3·8	5·7	2·12	9·4	11·13	10·14	GECKLER, 1950
β Manistique .	„	1·13	3·7	5·2	6·10	9·8	11·14	4·12	„
β Port Hope . .	Ontario	1·6	3·2	5·7	4·10	„	11·12	13·14	„
β Rondeau Park A . . .	„	„	3·12	„	4·8	9·13	11·10	2·14	„

[1] Should possibly be classified as an α *biennis I* complex.

[2] Garden derivative of *acuens*, resulting from spontaneous interchange.

[3] *Charlottesville* is apparently a hybrid between an *argillicola* and a *grandiflora*-like *biennis I* type. α *Charlottesville* should possibly be listed with β *Athens* A, etc., as a β *biennis I* complex.

[4] Should possibly be classified as a β *biennis I* complex.

[5] Identical in segmental arrangement with certain α *biennis III* complexes.

Table 1 (continued)

Complex	State or Province	Segmental Arrangement							Reference
argillicola complexes									
[h]argillicola A (Huntingdon A) . . .	Pennsylvania	1·4	3·6	5·2	7·10	9·8	11·12	13·14	CLELAND & HAMMOND, 1950
[h]argillicola B (Huntingdon B) . . .	Pennsylvania	1·8	3·4	5·6	,,	9·2	,,	,,	STINSON, 1953
β Charlottesville	Virginia	1·4	3·6	5·12	,,	9·8	11·2	,,	CLELAND, unpubl.
[h]Douthat 3 . .	,,	1·2	3·4	5·6	,,	,,	11·12	,,	STINSON, 1953
[h]Douthat 1 . .	,,	1·4	3·2	,,	,,	,,	,,	,,	,,
[h]Douthat 2 . .	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
[h]Douthat 4a . .	,,	1·13	3·4	,,	,,	,,	,,	2·14	,,
[h]Douthat 4b .	,,	1·4	3·12	,,	,,	,,	11·2	13·14	,,
Other complexes from Europe (used as testers)									
albicans . . .		1·4	3·6	5·7	2·14	9·8	11·10	13·12	CLELAND & HAMMOND, 1950
[h]blandina . . .		1·2	3·4	5·6	7·10	9·14	11·12	13·8	CLELAND & HAMMOND, 1950
[h]decipiens . . .		,,	,,	,,	7·14	9·10	,,	,,	CLELAND, 1942
α Catabrigiana		,,	3·12	,,	7·11	9·4	8·14	13·10	CLELAND, unpubl.
gaudens . . .		,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,	CLELAND & HAMMOND, 1950
β Cantabrigiana		1·4	3·2	5·10	7·14	9·8	11·12	13·6	CLELAND, unpubl.
flavens		,,	,,	5·6	7·8	9·10	,,	13·14	CLELAND & BLAKESLEE, 1931
velans		1·2	3·4	5·8	7·6	,,	,,	,,	CLELAND & BLAKESLEE, 1931
Unclassified .									
β Biloxi	Mississippi	1·10	3·5	7·14	9·6	11·2	8·12	13·4	STEINER, 1952
α Camas . . .	Washington	1·9	,,	4·6	7·10	2·8	11·14	13·12	CLELAND, unpubl.
β Camas . . .	Washington	1·4	3·2	5·10	7·14	9·8	11·12	13·6	CLELAND & HAMMOND, 1950
β Kooskia . .	Idaho	,,	,,	5·14	7·8	9·10	,,	,,	NORBY, unpubl.
β Portland . .	Oregon	1·7	3·4	,,	7·10	9·11	8·12	,,	,,
α Elgin	Illinois	1·14	,,	5·8	7·11	9·6	10·12	13·2	CLELAND, unpubl.
α Wolf Creek .	Colorado	1·4	3·2	5·6	7·10	9·8	11·12	13·14	NORBY, unpubl.

Two more groups of *Euoenothera* remain to be mentioned. The argillicolas inhabit shale barrens in the Appalachian Mountains from Pennsylvania to Virginia. They resemble the parvifloras in having narrow, relatively hairless leaves, bent stem tips, and subterminal sepal tips. They are radically different, however, in that their chromosomes

are mostly paired, flowers are large and open pollinated, and lethals are (in most cases, at least) lacking. Thus, the argillicolas show many primitive characteristics and constitute one of the exceptional groups in the eastern part of the continent.

The other group is found in a restricted range in southern Alabama and is designated *O. grandiflora*. Plants are essentially *biennis*-like in vegetative characters, except that the leaves tend to be narrower and longer. Flowers, however, are large and open pollinated; the chromosomes are paired and lethals are absent. This constitutes, therefore, the other exceptional group among the Eastern Euoenotheras. Segmentally the grandifloras are either identical with or closely related to the original arrangement.

The North American Euoenotheras, therefore, fall into nine, or if we regard the parvifloras as belonging to two separate groups, into ten groupings, each with a distinctive geographical distribution. Each of these is considered by the author as eligible for the designation "species".

How did these various "species" of *Euoenothera* come into existence? The story as we visualize it is summed up very briefly as follows:

1. The earliest population of which we have any evidence is represented today by a relict population, the argillicolas. They not only show primitive characters such as large open pollinated flowers, paired chromosomes with segmental arrangements not too different from the original and freedom from lethals; they also show characters which are commonly found in the related subgenus *Raimannia*, namely, narrow foliage, bent stem tips and subterminal sepal tips. We postulate that an early population, only recently differentiated from *Raimannia*, once covered a large territory, the present argillicolas being a remnant of this flora which has survived because it has developed the ability to survive in a relatively unfavorable ecological niche.

2. Later on, a new population of Euoenotheras developed probably in the center of distribution which we conceive to be Mexico or Central America. This population, which developed in a moist period, spread across North America. Its characters were in general what we now call "*biennis*" characters. These plants retained large open pollinated flowers and in many cases the original segmental arrangement, though there was a tendency (especially in isolated areas) for translocations to occur and to produce somewhat different arrangements in different parts of the range. The work of STEINER (1956) suggests that these plants often carried incompatibility factors of the *S* type. A relict of this population still survives in southern Alabama, the grandifloras.

When this population spread into territory occupied by the ancestors of the argillicolas, the two populations crossed, as they could easily do, since both were presumably open pollinated. Because of the fact, how-

ever, that different sequences of interchange had occurred in the two groups, some hybrids found themselves with a circle of 14; and if STEINER'S conclusions apply to these hybrids, the *S* factor brought in from the *biennis* side functioned as a pollen lethal. The appearance of an egg lethal (perhaps merely in the form of differing abilities of the two complexes to compete in gone formation) resulted in the establishment of lines which would breed true if self-fertilized. Reduction in style length, resulting in self-pollination, produced habitually self-pollinating forms. The ancestors of the present-day parvifloras with *biennis*-like α complexes thus arose as the result of hybridizations between two overlapping populations, an *argillicola*-like and a *biennis*-like population. No doubt many crosses occurred independently, and present-day parvifloras trace back to many such hybridizations, but they all came about in essentially the same way and at roughly the same time.

3. Subsequently, during a period of dry climate, a third population developed in the center of distribution and spread across the continent. These plants were *strigosa*-like, rather xerophytic in character, and became established in the drier regions of the western plains, from which the mesophytic *biennis*-like population may have disappeared because of increasing lack of moisture. This population did not confine its spread to the western regions, however, but continued to migrate eastward and invaded the moist regions in which population number two (the *biennis*-like population) was present. Just as the *biennis*-like population had crossed with the earlier argillicolas to form the beginnings of the *parvifloras*, so now the *strigosa*-like invaders crossed with the indigenous *biennis* types to produce progeny, some of which, because of differences in translocation sequence in the parent populations, had $\odot 14$. These also developed lethals and self-pollination and became the first *biennis* forms. In time, divergence developed within the *biennis* assemblage to give the *biennis I* and *biennis II* populations, or the divergence may already have occurred among the *biennis* types prior to the invasion of the strigosas. In any event, two distinct groups of *biennis* types developed, each possessing a *biennis* combined with a *strigosa* complex. Where these *biennis I* and *biennis II* groups came to occupy overlapping territories, hybridization between the two later produced the *biennis III* forms, in which α *biennis I* complexes, carrying genes for *biennis* characters, became associated with β *biennis II* complexes, which also carried genes for *biennis* characters, thus producing plants with only *biennis* genes in them. Because, however, the α *biennis I* and β *biennis II* complexes had suffered very different histories of interchange, the resultant *biennis III* plants also had, in most cases, $\odot 14$.

4. This kind of history, involving the overlapping of populations and hybridization between them to produce a new population, was destined

to be repeated yet a third time. The *strigosa*-like plants of the more or less arid plains were in turn invaded by a new population (population 4) which developed in the center of distribution and spread into the *strigosa* territory. Population 4 differed little from population 3 in phenotype, but entirely different interchanges had occurred in the two populations, so that when they crossed, the resultant progeny had, in some cases at least, ⊙14. It is these hybrids which became ancestral to the present *strigosa* population, after they had, as in the case of the *biennis* and *parviflora* populations, developed lethals and self-pollination. Analysis of segmental arrangements of the α and β *strigosa* complexes now existent shows that population 3 — the earlier of the two *strigosa*-like populations — was ancestral to present day β *strigosa* complexes; population 4 was ancestral to the α strigosas.

The question is as yet unsolved as to how the parvifloras which have *strigosa*-like α complexes came into existence. Some of these complexes, judging from their segmental arrangements, resemble the α *strigosa* complexes rather than the β's, but others show perhaps as much or more resemblance to the β *strigosa* complexes. It is suggested that some of the early argillicolas escaped contamination with the *biennis* group but succumbed to later invaders of the *strigosa* type. Further study of the eastern-most strigosas and of *biennis* and *parviflora* races in the northeastern portion of the continent may throw light on the origin of the parvifloras with *strigosa* leanings.

Finally, there remains the question of the hookeris. Are these to be regarded as an ancient group, close to the ancestors from which the other populations evolved, or are they the most recent population to develop from the center of distribution? Whatever the age of this group, it seems likely that the hookeris represent a migration which occurred on the west side of the continental divide, whereas the other populations spread out chiefly on the eastern side. If the hookeris are the latest population to develop, they have not succeeded in invading the territory of a pre-existing population of open pollinated plants with a different interchange history than their own. The hookeris have remained isolated from other populations for the most part and where they have overlapped, as in Colorado, it has been with forms which were already self-pollinating (the strigosas) and therefore resistant to out-crossing. In the California-Arizona area, the hookeris have retained essentially the primitive condition so far as segmental arrangement and freedom from translocations are concerned. This region may perhaps be considered the center of distribution for the hookeris. From this region they have migrated, eastward and northward, and as they have migrated, they have suffered a series of translocations so that small or intermediate sized circles have become more prevalent the farther one goes from California. The plants,

however, are all open pollinated. This perhaps represents a process which was also characteristic of the earlier populations mentioned above. These also probably suffered interchanges as they migrated, and small or intermediate sized circles associated with open pollinated flowers perhaps existed in these populations before they were invaded by a later population. The evidence from a comparative study of segmental arrangements of complexes, however, suggests that circles of 14 did not develop gradually, within populations, but came into existence suddenly, through crossing between different populations, populations which differed in their time of origin and in their histories of interchange.

The elatas probably represent a similar situation to that found in the hookeris. In central Mexico, a population has developed with its own segmental arrangements which is not far removed from the original arrangement. These plants are still open pollinated and alethal.

It is not possible in a single paper to present the detailed data upon which these tentative conclusions are based, especially the data relating to phenotype and geographical distribution. There is presented, however, in table 1 a list of the segmental arrangements which have been worked out completely by the author and his co-workers. The conclusions outlined above are based upon a comparative study of these arrangements, considered in the light of phenotypic similarities and the facts of geographical distribution. Other things being equal, similarity in segmental arrangement is considered to be an indication of close phylogenetic relationship. When such similarities are supported by phenotypic resemblance and by geographical propinquity, they are considered to be of definite evolutionary significance. We conclude from our studies that most North American Euoenotheras of today trace back to a hybrid origin which came about when diverse populations met and crossed. Each such meeting and crossing of diverse populations resulted in a hybrid swarm, and the descendants of each such swarm are thought of as now constituting the nearest approach to a species which exists in the subgenus — the group to which a specific name can most logically be affixed.

Summary

A brief resumé is presented of the sequence of events which gave rise to the North American Euoenotheras. The earliest population appears to have been closely related to the raimannias, and is now represented by a small relict population in eastern North America — the argillicolas. Later, a second population with *biennis* characteristics, and represented at present by a small relict population, the grandifloras, invaded the territory of the first population, crossed with it and, because the translocation histories of the two were totally different, produced hybrids

with ⊙14. Subsequently these developed lethals and self-pollination and became an important group in the northeastern part of the continent (the parvifloras).

At a later date, a third population, *strigosa*-like in character, invaded the territory of the *biennis*-like population which had become the dominant type east of the Mississippi, and crossed with it, giving rise to the ancestors of the *biennis I* and *biennis II* populations, in which the individual carries a *biennis* combined with a *strigosa*-like complex. Later crosses between *biennis I* and *biennis II* plants, where their ranges overlapped, produced *biennis III*, in which the *biennis* complexes of both parents combined to produce plants with two *biennis*, but no *strigosa* complex.

Still later, a fourth population, also *strigosa*-like, developed, invaded the western territory of the third population, and again hybrids with ⊙14 where produced, whose descendants developed lethals and self-pollination. These became the strigosas. Thus, the circle of 14 which characterizes almost all Euoenotheras from the Rocky Mountains eastward arose, not gradually but suddenly, as the result of crosses between different populations which had experienced entirely different histories of interchange.

In all the populations thus initiated through hybridization, the present diversity in phenotype and in segmental arrangement owes its origin partly to variation achieved in each of the original populations before they overlapped and crossed, and partly to subsequent outcrossing between normally self-pollinating lines within the newly established hybrid populations. Such crossing can occur when a flower fails to develop sufficient pollen to ensure fertilization of all its own eggs.

The hookeris and elatas are populations which have not overlapped and crossed with other populations. They are in the same state at present that the earlier populations were in when they were invaded from the west — with open pollination, and with a tendency, at least in parts of their range, toward a degree of heterogeneity in segmental arrangement.

The North American Euoenotheras, therefore, fall into a comparatively few groupings of races, each grouping being regarded as a "species". These species are considered to be for the most part of hybrid origin, and the present thinking in regard to their initiation has been outlined in this paper.

Literature

CLELAND, R. E.: Predictions as to chromosome configuration, as evidence for segmental interchange in *Oenothera*. Amer. Naturalist **67**, 407—418 (1933). — Chromosome configurations in *Oenothera (grandiflora × lamarckiana)*. Amer. Naturalist **69**, 466—468 (1935a). — Cytotaxonomic studies on certain Oenotheras from

California. Proc. Amer. philos. Soc. **75**, 339—429 (1935b). — Species relationships in *Onagra*. Proc. Amer. philos. Soc. **77**, 477—542 (1937). — The origin of *[b]decipiens* from the complexes of *Oenothera lamarckiana*, and its bearing upon the phylogenetic significance of similarities in segmental arrangement. Genetics **27**, 55—83 (1942). — The origin of *neo-acuens*. In Studies in *Oenothera* cytogenetics and phylogeny. Indiana Univ. Publs. Sci. Ser. 16, p. 73—81, 1950. — Evolution of the North American Euoenotheras: the strigosas. Proc. Amer. phil. Soc. **98**, 189—203 (1954).— CLELAND, R. E., and A. F. BLAKESLEE: Segmental interchange, the basis of chromosomal attachments in *Oenothera*. Cytologia (Tokyo) **2**, 175—233 (1931). — CLELAND, R. E., and B. L. HAMMOND: Analysis of segmental arrangements in certain races of *Oenothera*. In Studies in *Oenothera* cytogenetics and phylogeny. Indiana Univ. Publs. Sci. Ser. 16, p. 10—72, 1950. — SLOATMAN, ROBERTA J.: A cytogenetic study of certain euoenotheras from western New York. Amer. J. Bot. **40**, 835—836 (1953). — STEINER, ERICH: Phylogenetic relationships of certain races of *Euoenothera* from Mexico and Guatemala. Evolution **5**, 265—272 (1951). — Phylogenetic studies in *Euoenothera*. Evolution **6**, 69—80 (1952). — A cytogenetic study of certain races of *Oenothera elata*. Bull. Torrey bot. Club **82**, 292—297 (1955). — STINSON, HARRY T.: Cytogenetics and phylogeny of *Oenothera argillicola* MacKenz. Genetics **38**, 389—406 (1953). — STINSON, H. T., and E. STEINER: Phylogenetic studies in *Oenothera:* further analysis of plants from the southeastern United States. Amer. J. Bot. **42**, 905—911 (1955).

Professor Dr. RALPH E. CLELAND,
Department of Botany, Indiana University, Bloomington, Indiana (U.S.A.)

Aufnahmebedingungen

Die Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören und wissenschaftlich Neues bringen. Arbeiten, die ausschließlich praktischen Zwecken dienen, scheiden aus.

Bei Arbeiten aus Instituten ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben und völlig druckfertig sein; andernfalls sind Verzögerungen im Erscheinen unvermeidlich. Korrekturen im Satz müssen auf das sachlich Notwendige beschränkt werden.

Für die Rechtschreibung ist die „Wissenschaftliche Rechtschreibung nach JANSEN" maßgebend, mit der die Schreibung der Termini im „Handwörterbuch der Naturwissenschaften" (Jena 1931—1934) im wesentlichen übereinstimmt. Wenn nötig, wird die Angleichung durch die Herausgeber bzw. durch die Druckerei vorgenommen.

Die Darstellung soll möglichst kurz sein. Ergebnisse dürfen nicht gleichzeitig in Tabellen- und Kurvenform dargestellt werden.

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, insbesondere die Reproduktion von Photographien. Einzelfiguren einer Abbildung sind, falls es sich um Vorlagen für Strichätzungen handelt, wenn möglich so zusammenzustellen, daß sie in *einem* Klischee bei gleicher Verkleinerung reproduziert werden können. Buchstaben u. a. sind mit Bleistift beizufügen.

Die Texte zu den Abbildungen sind auf eigenem Blatt gesammelt beizugeben.

Bei einleitenden Literaturbesprechungen soll möglichst auf zusammenfassende Darstellungen verwiesen und nur das zum unmittelbaren Verständnis Notwendige gebracht werden.

Der Arbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse (höchstens 1 Seite) anzufügen, die in Deutsch oder Englisch oder Französisch abgefaßt sein kann.

Zu den Literaturverzeichnissen: Bei Zeitschriftenartikeln sollen der Titel sowie erste und letzte Seite angegeben werden. In den Titeln von Büchern aller Sprachen sollen, zur Kennzeichnung gegenüber Artikeln in Zeitschriften, Substantiva wie Adjektiva groß, dagegen in den Abkürzungen von Zeitschriftentiteln die Substantiva groß und die Adjektiva klein geschrieben werden (z. B. Cell Res., aber cell. Physiol.).

Statistische Analysen in der Biologie

Von Dr. rer. nat., Dr. phil. **K. Mather**, Professor für Genetik an der Universität Birmingham. Mit einem Geleitwort von Dr. rer. nat. R. A. Fisher, Professor an der Universität Cambridge. Nach der zweiten Auflage ins Deutsche übersetzt von Professor Dr. A. Zeller, Wien. Mit 10 Textabbildungen. XII, 466 Seiten. Rotaprint. DIN A 5 (8^0). 1955. Steif geheftet DM 10.—

Hauptabschnitte: Allgemeine Begriffe. Wahrscheinlichkeit und Signifikanz. Verteilungen. Proben auf Signifikanz. Die Signifikanz einzelner Beobachtungen, Summen, Differenzen und Mittelwerte. Freiheitsgrade und Varianzanalyse. Das Planen von Versuchen. Die Beziehungen zwischen zwei Veränderlichen. Polynomiale und multiple Regressionen. Korrelationen. Die Analyse von Häufigkeitszahlen. Bestimmung und Information. Einige Transformationen. Autorenverzeichnis. Index.

Nur selten kann der biologische Wert eines Versuches festgestellt werden, wenn nicht eine statistische Analyse der erhaltenen Beobachtungen die sichere Beurteilungsgrundlage liefert. Die Bedeutung mathematisch-statistischer Methoden für den Biologen steht daher außer Frage. Das Buch von Mather „Statistical Analysis in Biology", das in der vorliegenden Übersetzung (im Rotaprint-Verfahren vervielfältigt) nun auch den deutschsprechenden Interessenten zugänglich gemacht wird, unterscheidet sich von der bisherigen Literatur über die Anwendung moderner Statistik vor allem dadurch, daß es von einem Biologen für Biologen (und nicht für Mathematiker) geschrieben ist. Unter Beschränkung auf die elementarsten mathematischen Kenntnisse und mit Zuhilfenahme zahlreicher Beispiele gibt der Verfasser eine allgemeine Einführung in das große Gebiet und zeigt den Anwendungsbereich der verschiedenen Methoden.

SPRINGER-VERLAG / WIEN

Verständliche Wissenschaft

Naturwissenschaftliche Abteilung. Herausgegeben von Professor Dr. **Karl v. Frisch**, München.

Baum und Wald

Von **Ludwig Jost**, weil. o. Professor an der Universität Heidelberg. Zweite, durchgesehene Auflage, besorgt von **Fritz Overbeck**, o. Professor an der Universität Kiel. 6.—11. Tausend. (Band 29.) Mit 71 Abbildungen. VIII, 148 Seiten Kl.-8°.
Ganzleinen DM 7.80

Der tropische Regenwald

Von Dr. **Erwin Bünning**, o. Professor der Botanik an der Universität Tübingen. 1.—6. Tausend. (Band 56.) Mit 116 Abbildungen. VIII, 118 Seiten Kl.-8°.
Ganzleinen DM 7.80

Die Wälder der Erde

Von Dr. phil. **Johannes Weck**, o. ö. Professor für Weltforstwirtschaft an der Universität Hamburg, Direktor des Institutes „Weltforstwirtschaft" der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft in Reinbek. 1.—6. Tausend. (Band 67.) Mit 64 Abbildungen. VII, 152 Seiten Kl.-8°. Ganzleinen DM 7.80

Die Biologie der Blüte

Von Dr. **Fritz Knoll**, Professor der Botanik, Direktor des Botanischen Institutes und Gartens der Universität Wien i. R. 1.—6. Tausend. (Band 57.) Mit 79 Abbildungen. VIII, 164 Seiten Kl.-8°. Ganzleinen DM 7.80

Die Saftströme der Pflanzen

Von Dr. **Bruno Huber**, Professor für Anatomie, Physiologie und Pathologie der Pflanzen an der Universität München, Direktor des Forstbotanischen Institutes der Bayerischen forstlichen Forschungsanstalt. 1.—6. Tausend. (Band 58.) Mit 75 Abbildungen. VIII, 126 Seiten Kl.-8°. Ganzleinen DM 7.80

Die Entstehung der Kulturpflanzen

Von Professor Dr. **Franz Schwanitz**, Staatsinstitut für angewandte Botanik, Hamburg. 1.—6. Tausend. (Band 63.) Mit 59 Abbildungen. VIII, 151 Seiten Kl.-8°.
Ganzleinen DM 7.80

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg
Printed in Germany